# annales de zoologie écologie animale

inra

AZEA5.3

# INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS Tél. : 551-41-09.



Directeur général : J.-M. SOUPAULT

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, P. BOUVAREL, A. CAUDERON, G. FAUCONNEAU, R. FÉVRIER, P. MORNET, R. PÉRO, J. REBISCHUNG

**Rédaction des Annales**

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

***Annales agronomiques.***

— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.
— S. HÉNIN, Chef du Département d'Agronomie, C. N. R. A.

***Annales de l'Amélioration des Plantes.***

— A. CAUDERON, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

***Annales de Phytopathologie.***

— H. DARPOUX, Chef du Département de Pathologie végétale, C. N. R. A.

***Annales de Zoologie - Écologie animale.***

— E. BIBLIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

***Annales de Zootechnie.***

— A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
— A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

***Annales de Technologie agricole.***

— P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
— A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
— G. MOCQUOT, Chef du Département de Technologie des Produits animaux, C. N. R. Z.

***Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.***

— G. FAUCONNEAU, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— A. FRANÇOIS, Directeur de Recherche à l'I. N. R. A., Directeur du Centre national de Coordination des Études et Recherches sur la Nutrition et l'Alimentation.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.

***Annales des Sciences forestières.***

— F. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recher hes forestières, C. N. R. F.
— J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54000 Nancy.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

***Annales de Génétique et de Sélection animale.***

— P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
— B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

***Apidologie*** (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux 91440 Bures sur Yvette.

***Annales de Recherches vétérinaires.***

— P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

***Annales d'Hydrobiologie.***

— R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.
— R. VIBERT, Chef du Département d'Hydrobiologie, 64200 Biarritz.

***Annales d'Économie et de Sociologie rurales.***

— M. MAZOYER, Département d'Économie et de Sociologie rurales.



**ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION**

Services des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

# annales de zoologie écologie animale

Trimestriel

1973

Vol. 5 . N° 3

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3), 309-324.

# ÉTUDE DES POPULATIONS DE *DITYLENCHUS DIPSACI* (KÜHN) FILIPJEV DISTRIBUTION ET FLUCTUATIONS DANS LES SOLS DE L'OUEST DE LA FRANCE EN CULTURES LÉGUMIÈRES ET FOURRAGÈRES

G. CAUBEL

avec la collaboration technique de M. Bossis.

*Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie,*
*École nationale supérieure agronomique, I. N. R. A.,*
*65, rue de Saint-Brieuc,*
*35042 Rennes Cedex*

## RÉSUMÉ

Les observations ont été effectuées principalement dans les conditions normales de culture et aussi en petites parcelles ou en pots après infestation artificielle.

La distribution de *D. dipsaci* dans le sol est irrégulière au niveau de la parcelle et à l'intérieur même des zones d'attaque. L'estimation quantitative des densités est donc difficile ; elle est néanmoins facilitée par la localisation superficielle du nématode en fin de culture. Des prélèvements échelonnés effectués dans des zones d'attaque localisées montrent que dans des trèflières, les niveaux de populations sont généralement assez bas. Ils s'accroissent temporairement du mois de mai au mois de septembre ; les adultes, généralement rares dans le sol (moins de 5 p. 100) deviennent alors proportionnellement plus abondants (jusqu'à 30 p. 100). Les facteurs agissant sur ces fluctuations sont difficiles à déterminer, notamment car ils doivent intervenir conjointement. L'accroissement quantitatif des individus et l'apparition notable des adultes se produisent en même temps, c'est-à-dire dans les trèflières au moment où la température du sol dépasse 15°C. Le rôle des prédateurs, parfois rencontrés dans le sol, est inconnu. Les migrations verticales dans les couches du sol, mises en évidence expérimentalement *per ascensum*, s'effectuent vraisemblablement dans la nature après le labour d'hiver. Ces déplacements du nématode de la plante vers le sol et du sol vers la plante, sont sous la dépendance de facteurs qu'il faut encore préciser. Les observations effectuées dans le sol ne sont que le reflet d'une évolution s'effectuant à l'intérieur des plantes. Enfin, dans la pratique, on considère généralement l'effet d'une plante-hôte sur l'augmentation de la densité de population du sol, mais il arrive que cet accroissement soit relativement faible (cas du trèfle violet) et que la culture généralise l'infestation à la quasi-totalité de la parcelle.

## I. — INTRODUCTION

L'Anguillule des bulbes et des tiges, *D. dipsaci* (KÜHN) FILIPJEV, cause des préjudices à diverses productions fourragères, légumières et florales de l'ouest de la France, où règnent des conditions favorables à son développement (CAUBEL,

1969). Ce nématode vit en endoparasite des bulbes et des tiges de ses plantes-hôtes dans lesquelles il se multiplie. Le sol joue un rôle très important, du fait que l'infestation de nouvelles plantes s'effectue par son intermédiaire, l'espèce s'y maintenant essentiellement au stade pré-adulte, bien que des individus de tous âges puissent y être rencontrés à l'occasion.

De nombreux travaux réalisés à l'étranger ont porté sur les relations du nématode avec le sol et notamment son comportement dans ce milieu en liaison avec des caractéristiques physiques ; ils ont aussi concerné les fluctuations de populations estimées avant et après culture et appelées « initiales et finales » (SEINHORST, 1950 ; WALLACE, 1958 ). LEWIS et MAI (1960) expliquent les variations observées par des « migrations verticales saisonnières ». TSENG, ALLRED, GRIFFIN (1968) constatent que les modifications des densités de populations de *D. dipsaci* dans une luzernière peuvent être mises en parallèle avec la température du sol et selon WALLACE (1962) avec les quantités de pluies tombées avant le prélèvement. Peu d'études concernent l'évolution des populations dans une culture pendant tout le cours d'une année ; c'est pourquoi il a paru intéressant de préciser comment *D. dipsaci* se distribue et peut se déplacer dans le sol, comment ses densités de populations varient au cours de l'année ; le mode de répartition des individus dans une zone d'attaque a déjà été envisagé (CAUBEL, MUGNIERY, RIVOAL, 1972). Les études rapportées ici ont été effectuées essentiellement sous les conditions climatiques de type océanique, en plein champ, dans les cultures et sur des sols différents : cultures d'oignons sur sables riches en matières organiques et sur limons sableux. Occasionnellement d'autres espèces phytophages ont été également considérées. Ces observations ont été complétées par des expérimentations conduites sur modèles, en pots ou en microparcelles.

## II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

*Les prélèvements de sols*, faits en vue de l'examen de la répartition verticale, consistent en des carottes de poids variables correspondant à diverses profondeurs atteignant 50 cm ; ils ont été réalisés au voisinage immédiat d'une plante malade dans le cas de la betterave, au sein d'une tache dans le cas du trèfle. Pour les autres études, les prélèvements sont effectués sur 20 cm avec une tarière semi-cylindrique de 1,5 cm de diamètre, en plusieurs prises élémentaires regroupées de manière à obtenir plus de 500 g de terre. L'extraction des nématodes porte sur 500 g, après homogénéisation de la totalité de l'échantillon. Cette quantité de sol est généralement considérée comme étant le minimum nécessaire à une évaluation satisfaisante des densités de *D. dipsaci*, étant donné qu'elles sont parfois très faibles. Pour l'étude des fluctuations des populations entreprises dans des conditions de plein champ, les prélèvements sont faits à des intervalles de trois semaines à un mois, de février à novembre dans des zones attaquées bien caractérisées. Dans les parcelles de trèfle violet, il n'est pas possible de poursuivre les observations durant un laps de temps plus important, car, dans l'Ouest ce fourrage n'est pas exploité plus d'une année du fait même des attaques du nématode.

L'extraction des nématodes du sol est réalisée immédiatement après le prélèvement, selon la méthode décrite par DALMASSO (1966) en utilisant trois tamis de 50 μ entre les mailles, au lieu d'un seul de 63. L'état d'activité et l'habitus des nématodes sont observés sur quelques individus, immédiatement après la première décantation, afin de déterminer un éventuel état de quiescence. Le dénombrement des adultes et des larves de *D. dipsaci* est effectué sur la totalité de la suspension, recueillis après un séjour de 96 h sur papier filtre. Les nématodes contenus dans les plantes sont extraits dans un appareil dérivé du nébulisateur de SEINHORST (1950).

Lors de l'étude de la structure des populations, les stades larvaires sont déterminés sur des individus montés dans la glycérine selon la méthode rapide de SEINHORST (1962), en établissant la courbe de distribution des longueurs des individus, procédé utilisé par exemple par CAYROL (1964) pour discriminer les stades larvaires de *D. myceliophagus* GOODEY.

*Les infestations artificielles* réalisées pour l'étude des déplacements de *D. dipsaci* dans le sol sont effectuées dans des conditions se rapprochant de la pratique courante. Par enfouissement d'oignons ou de trèfles contaminés, il est apporté de 10 000 à 65 000 individus dans les parcelles de 0,5 m² ou bien, pour le trèfle seulement, de 16 000 dans des pots d'un diamètre et d'une hauteur de 24 cm. Dans le premier cas, les conditions climatiques sont celles de la fin du printemps avec une température du sol de 10 à 15°C et une pluviométrie importante en mai (135 mm) ; dans le dernier cas, les pots placés à 15-18°C sont humidifiés par la base. Les densités des semis correspondent, pour le trèfle à celle normalement utilisée et, pour l'oignon, à celle pratiquée pour les pépinières.

*L'évolution du degré d'attaque* des plantes est exprimée par le pourcentage du nombre de plantes présentant des symptômes par rapport au nombre total. L'observation visuelle des symptômes d'attaque est confirmée par la dilacération sous la loupe binoculaire.

## III. — RÉSULTATS

### A. — *Distribution horizontale et verticale de* D. dipsaci *dans le sol*

En ce qui concerne la distribution horizontale dans une trèflière d'un an semée sur limon, les résultats indiquent que la répartition du nématode à l'intérieur des foyers est très hétérogène. Une série de 100 prélèvements élémentaires de 20 g chacun, effectués en mars dans une zone d'attaque de 80 cm de diamètre montre que le centre de la tache où l'infestation a commencé est beaucoup plus peuplé que la couronne extérieure, ce qui ne s'observe pas pour l'ensemble des autres espèces considérées globalement (fig. 1). De plus, l'examen des résultats de chacun des prélèvements

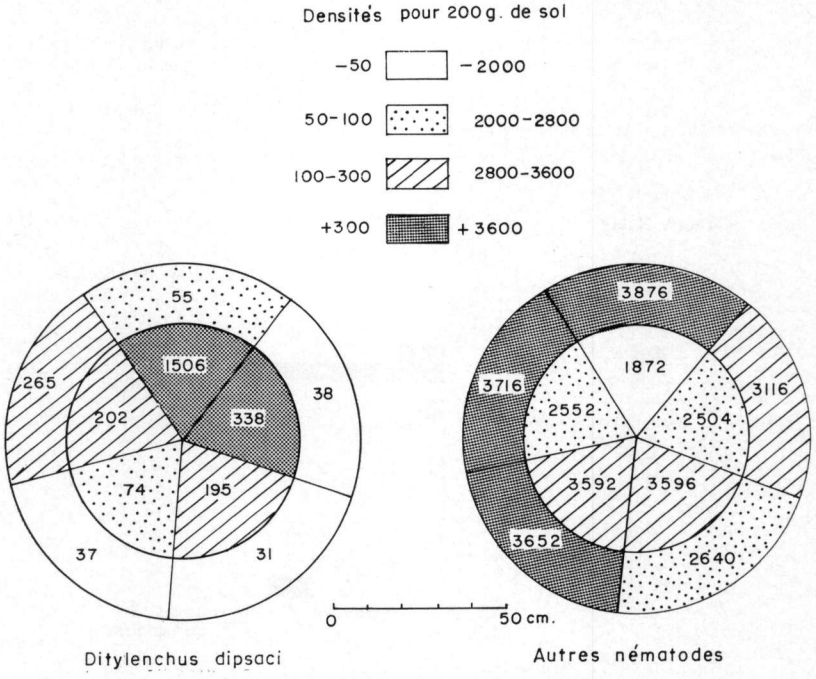



FIG. 1. — *Distribution horizontale des nématodes dans un foyer d'attaque de* D. dipsaci *sur trèfle violet*

(Dans chaque secteur, figurent les densités de population pour 200 g de sol correspondant à la somme de 10 prélèvements élémentaires analysés séparément)

fait apparaître une grande variabilité qui pourrait s'expliquer par des concentrations ponctuelles de *D. dipsaci*.

L'étude de la répartition verticale indique que, dans une trèflière, le nématode se localise presque exclusivement en surface, entre 0 et 20 cm de profondeur dans un sol limoneux et durant toute l'année (tabl. 1). Dans une parcelle de betterave fourragère et sur le même type de sol, la densité maximale des individus libres se situe, au mois de novembre, entre 0 et 5 cm, elle peut atteindre alors 50 individus par g (fig. 2), elle diminue entre 5 et 10 cm. Entre 10 et 20 cm, le nématode est rare ; au-delà il n'est plus décelé. Les densités des nématodes phytophages et saprophages sont tou-

TABLEAU I

*Évolution des densités de population de nématodes dans une trèflière*

Prélèvements de 500 g de sol effectués à deux profondeurs et à plusieurs dates

| Catégorie de nématodes | Profondeur (cm) | Date de prélèvement | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 14-6 | 27-6 | 25-7 | 24-8 | 22-9 | 4-11 | 6-12* |
| *D. dipsaci* | 0,20 | 75 | 68 | 71 | 58 | 41 | 3 | 3 |
| | 20,30 | 5 | 0 | 23 | 3 | 5 | 0 | 6 |
| Tylenchides | 0,20 | 1 750 | 1 100 | 680 | 1 170 | 2 260 | 1 460 | 730 |
| | 20,30 | 450 | 430 | 370 | 450 | 875 | 260 | 1 100 |
| Population totale | 0,20 | 3 225 | 4 000 | 2 400 | 1 850 | 3 100 | 3 270 | 2 330 |
| | 20,30 | 850 | 660 | 870 | 1 000 | 1 830 | 1 600 | 3 050 |

* Prélèvement effectué après le labour d'automne (15-11).

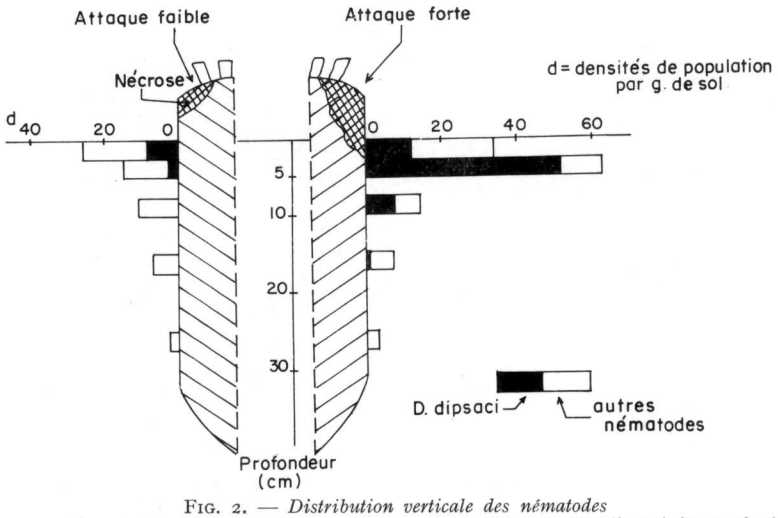



FIG. 2. — *Distribution verticale des nématodes au voisinage de racines de betterave fourragère attaquées par* D. dipsaci (novembre)

Les prélèvements ont été effectués dans les couches 0 à 2, 2 à 5, 5 à 10, 10 à 20 et 20 à 30 cm

jours moindres en profondeur ; dans la trèflière, il s'agit de *Tylenchida* (*Rotylenchus*, *Tylenchorynchus*, larves d'*Heterodera trifolii*...) et de *Rhabditida* (*Rhabditis* et *Cephalobus*...), dans la parcelle de betterave il y a surtout des *Tylenchida*, (*Rotylenchus*, *Tylenchorynchus* et *Pratylenchus*...).

Cette répartition superficielle de *D. dipsaci* peut évidemment être perturbée par les travaux du sol : c'est ainsi qu'après le labour de la mi-novembre, les densités de populations en fonction de la profondeur sont inversées (tabl. 1) ; la même observation a été faite dans une parcelle de betteraves fortement contaminée : après un labour hivernal à 40 cm de profondeur, il n'a pas été possible de mettre en évidence ce nématode dans les 20 cm de surface.

### B. — *Fluctuations saisonnières de* D. dipsaci *dans le sol*

Les études des variations saisonnières se rapportent à des observations portant sur diverses cultures mais notamment sur trèfle violet, pendant plusieurs cycles de végétation. Ces cas sont envisagés successivement, la nature de la culture influant sur les densités de popuations du sol. Les niveaux de population de *D. dipsaci* observés dans le sol ne sont pas constants au cours de l'année. Ainsi, les densités avant culture d'un hôte favorable, sont souvent faibles ; les populations finales sont généralement considérables à la suite de la multiplication abondante du nématode dans les plantes.

L'oignon est particulièrement favorable aux pullulations de *D. dipsaci* ; les accroissements des populations après une culture sont souvent importants. Dans les sols limono-sableux, les populations après une culture d'oignons de semis atteignent par exemple 80 à 800 *D. dipsaci* pour 500 g de sol ; dans les sols sableux, après une culture d'oignon repiqué, elles sont de l'ordre de 100 à 1 500, pour des populations initiales voisines de 10 nématodes pour 500 g. En sol sableux, le taux d'accroissement semble plus élevé qu'en sol limono-sableux, toutefois la différence existant entre les densités de population est plus faible si les dénombrements sont exprimés par unité de volume. En outre, la structure de la population change avec la saison (fig. 3) ; après la culture, il y a un accroissement important du nombre total des individus rencontrés dans le sol et apparition d'adultes et de larves du troisième stade.

La maladie due à *D. dipsaci* évolue rapidement sur Trèfie violet. Les zones d'attaques sont très facilement repérables en février sur des semis effectués au printemps précédent sous couvert d'orge ou d'avoine ; elles peuvent être décelées dès le mois de septembre par un examen minutieux. Contrairement à ce que l'on observe généralement sur luzerne, pour laquelle la première coupe seule est très touchée, la progression des dégâts s'effectue tout au long de la première année et toutes les coupes sont affectées. Il n'est pas rare qu'au mois de novembre la totalité des plantes soient touchées. Les observations relatées ici portent sur des parcelles différentes d'une année à l'autre en raison de ces faits. Des prélèvements de sol ont été effectués à des dates échelonnées, de 1966 à 1969 depuis le printemps jusqu'à l'hiver, dans trois taches d'apparence identique au départ. Des observations ont été poursuivies durant l'hiver 1970-1971 dans une parcelle d'un an maintenue en culture. Pour chaque date, on considère les moyennes des dénombrements effectués dans les trois zones.

L'examen de l'aspect global des fluctuations des populations permet de distinguer trois phases successives au cours de l'années, exception faite du cas de l'automne 1969 (fig. 4). En début d'année, le niveau des populations reste relativement bas

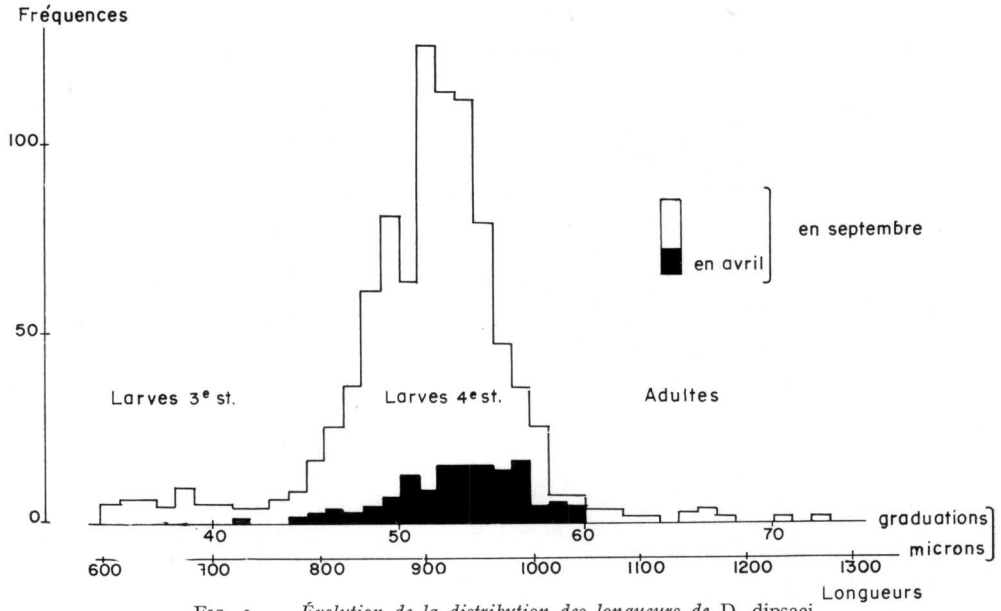



FIG. 3. — *Évolution de la distribution des longueurs de* D. dipsaci *dans le sol d'une culture d'oignon repiqué*

Les prélèvements sont effectués sur sol nu avant et après culture
Les mesures de longueur sont effectuées au curvimètre sur les images projetées à la chambre claire

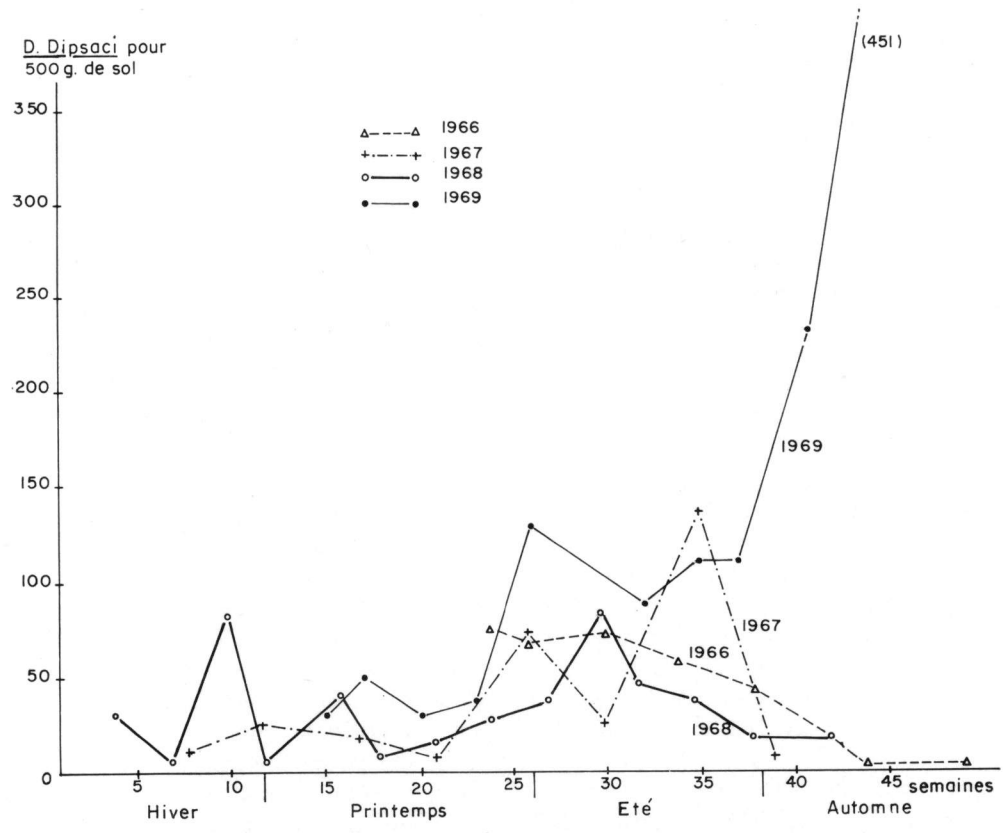



FIG. 4. — *Fluctuations annuelles des densités de population de* D. dipsaci *dans différentes trèflières*

A chaque date, on considère les densités moyennes dans trois zones d'attaque

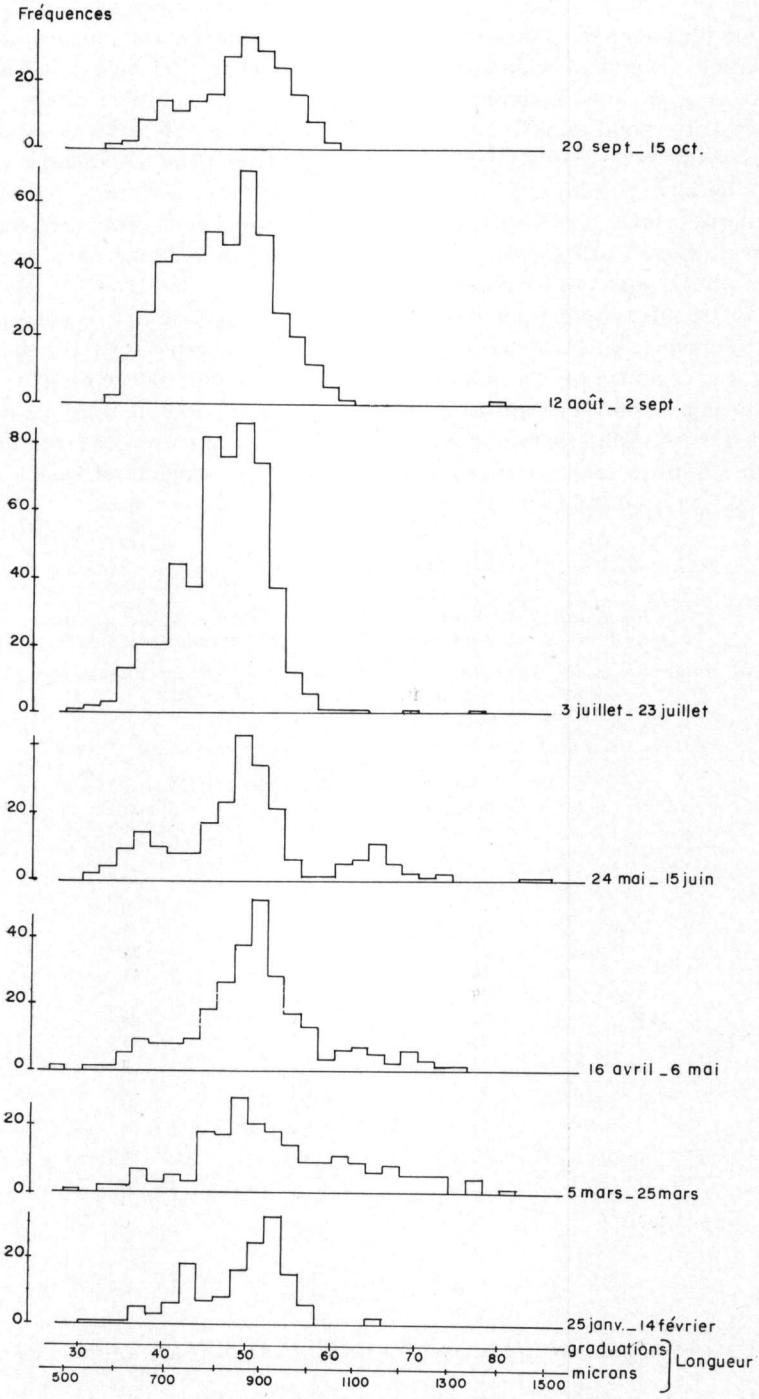



FIG. 5. — *Évolution de la distribution des longueurs de* D. dipsaci *dans le sol d'une trèflière, en 1968*

Chaque graphique élémentaire correspond aux longueurs des animaux récoltés lors de deux prélèvements successifs.

(20 à 30 individus pour 500 g de sol) jusqu'à la 20e semaine environ ; un accroissement des populations intervient à partir de cette période et les densités dépassent alors 50 *D. dipsaci* avec des maximums supérieurs à 500. La dernière phase, après la 35e semaine, correspond à une diminution, parfois brutale, des densités de populations ; cette décroissance s'observe également à la même date pour les autres espèces de nématodes de la rhizosphère. Parmi les quatre années d'observation, 1969 présente les particularités suivantes : les niveaux atteints en octobre et en novembre sont exceptionnellement élevés, atteignant 760 individus pour 500 g de sol dans une tache ; de plus les adultes sont très abondants.

La structure des populations évolue avec la saison, tout comme dans les parcelles cultivées en oignon : la mesure de la longueur de tous les individus récoltés au cours de l'année 1968 montre que la proportion d'adultes est plus élevée de mars à juin ; elle dépasse alors la moyenne qui est d'environ 5 p. 100 du nombre total des individus (fig. 5). En 1970, l'observation directe à la loupe binoculaire confirme que cette proportion d'adultes est importante de la 20e à la 35e semaine et qu'elle dépasse alors parfois 30 p. 100 (tabl. 2).

TABLEAU 2

*Fluctuations des densités de population de* D. dipsaci *dans le sol d'une trèflière et évolution du pourcentage d'adultes*

Les données sont les moyennes obtenues sur trois prélèvements de 500 g effectués chacun dans un foyer d'attaque

| Année | N° de la semaine de prélèvement | *D. dipsaci* pour 500 g | Pourcentage d'adultes |
|---|---|---|---|
| 1970 | 14 | 21 | 0 |
| | 17 | 9 | 3 |
| | 20 | 18 | 4 |
| | 23 | 67 | 34 |
| | 26 | 139 | 17 |
| | 29 | 75 | — |
| | 32 | 63 | 28 |
| | 35 | 36 | 34 |
| | 38 | 52 | 9 |
| | 41 | 39 | 3 |
| | 44 | 15 | 18 |
| | 47 | 29 | 4 |
| | 50 | 12 | 0 |
| 1971 | 1 | 16 | 2 |
| | 4 | 26 | 0 |
| | 7 | 41 | 2 |

## C. — *Capacité de déplacement vertical de* D. dipsaci *dans le sol*

L'influence de la profondeur d'enfouissement de l'inoculum a été étudiée en petites parcelles soumises aux conditions climatiques printanières. Des tissus parasités d'oignons et de trèfle violet sont enfouis de 5 à 40 cm et la plante-hôte est semée aussi-

TABLEAU 3

*Influence de la profondeur d'enfouissement de* D. dipsaci *sur l'importance de l'attaque qui en résulte*

L'inoculum apporté dans chaque parcelle de 0,5 m² correspond à 10 000 nématodes pour l'oignon et 65 000 pour le trèfle

| Profondeur d'enfouissement (cm) | Nombre de plantes en fin d'expérience | | Importance de l'attaque ou des dégâts | |
|---|---|---|---|---|
| | Oignon (1) | Trèfle (1) | % d'oignons attaqués | *D. dipsaci* par pied de trèfle (2) |
| 5 | 92 | 61 | 67 | 2 826 |
| 10 | 125 | 75 | 58 | 1 807 |
| 20 | 68 | 73 | 34 | 931 |
| 40 | 223 | 139 | 11 | 455 |

(1) L'oignon a été semé à raison de 25 g/m² et le trèfle à 3 g/m².
(2) Pour le trèfle il n'est pas possible d'exprimer le pourcentage de plantes attaquées car 15 à 30 % des plantes envahies par *D. dipsaci* ne présentent pas de symptômes nets.

TABLEAU 4

*Influence de la profondeur d'enfouissement de* D. dipsaci *sur sa répartition verticale, dans un limon sableux après six mois de culture*

Les tissus contaminés ont été enterrés en avril ; les dénombrements ont été effectués en octobre. Les nématodes persistent en grand nombre là où ils ont été apportés, de plus, pour *D. dipsaci*, les individus sont particulièrement nombreux en surface.

| | Profondeur de prélèvements (cm) | Oignon | | | | Trèfle | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Profondeur d'enfouissement | | | | Profondeur d'enfouissement | | | |
| | | 5 | 10 | 20 | 40 | 5 | 10 | 20 | 40 |
| *D. dipsaci* pour 500 g de sol. | 0 à 5 | *56* | *32* | 2 | 21 | *134* | *7* | *404* | *6* |
| | 5 à 10 | 14 | 5 | 2 | 4 | 10 | 0 | 4 | 2 |
| | 10 à 20 | 7 | 23 | *8* | 0 | 2 | 1 | 9 | 0 |
| | 20 à 40 | 0 | 1 | 6 | *41* | 1 | 0 | 8 | 0 |
| | 40 à 50 | 0 | 2 | 0 | 0 | 68 | 0 | 24 | 0 |
| Autres nématodes (nombreux saprophages) pour 500 g | 0 à 5 | 244 | 136 | 236 | 96 | 340 | 308 | 276 | *500* |
| | 5 à 10 | *1 084* | *520* | 1 300 | 173 | *600* | *1 824* | 296 | 292 |
| | 10 à 20 | 528 | 156 | *1 420* | 184 | 146 | 180 | *434* | 200 |
| | 20 à 40 | 146 | 66 | 688 | *617* | 98 | 44 | 38 | 106 |
| | 40 à 50 | 28 | 12 | 38 | 85 | 24 | 34 | 44 | 60 |

Les chiffres mis en italiques indiquent pour chaque profondeur d'enfouissement les densités les plus élevées.

tôt. Dans tous les cas, 35 jours après cette contamination artificielle, de jeunes plantules sont envahies. Dans un autre essai effectué en pots de 24 cm de hauteur, *D. dipsaci* est retrouvé dans des plantules de trèfle 20 jours après le semis survenant une semaine après la contamination, réalisée au fond du pot.

La remontée à partir des couches profondes peut donc s'effectuer rapidement en présence de la plante-hôte. Cependant plus le nématode est enfoui profondément, plus l'attaque sur oignon est faible (tabl. 3). En fin d'expérimentation, après six mois, l'analyse des différentes couches du sol indique qu'une partie des individus migre vers la surface mais une autre reste en place au niveau où les tissus végétaux ont été initialement apportés, bien que ceux-ci soient alors entièrement décomposés (tabl. 4). La proportion de *D. dipsaci* retrouvés à proximité du niveau d'inoculation est élevée notamment dans le cas de l'oignon. *D. dipsaci* s'accumule dans les couches superficielles (0 à 5 cm) ; ceci ne s'observe pas pour les autres espèces de nématodes. Pour le trèfle violet, les fortes populations sont liées à une abondante multiplication dans la plante.

## IV. — DISCUSSION

### A. — *Distribution dans le sol*

L'hétérogénéité des densités de population du sol observée au champ est due à la manifestation en taches de la maladie, conséquence de l'infestation par la semence Mais à l'intérieur d'une zone atteinte, il peut exister aussi des concentrations locales de nématodes. C'est ce qui a été observé sur trèfle en début d'attaque (CAUBEL, 1972). Cette répartition irrégulière pourrait être due d'une part à ce que le nématode est très lié au végétal dans lequel il accomplit son développement et sa multiplication et, d'autre part, à une tendance de *D. dipsaci* à se grouper quand les individus sont nombreux. Ce comportement est bien connu quand on met ces nématodes dans une suspension aqueuse (DONCASTER et WEBSTER, 1968), mais on ne sait pas s'il se produit dans le sol.

Les densités de populations à une profondeur supérieure à 20 cm restent généralement faibles. La localisation superficielle de cette espèce rejoint les observations de LEWIS et MAI (1970) et de WALLACE (1962). La couche de terre comprise entre 0 et 5 cm est particulièrement peuplée en fin de culture comme le notent FRITZSCHE (1967) après oignon, et GOFFART (1964) après betterave.

Cette concentration dans une zone particulière est fréquemment observée pour les nématodes ; elle est principalement liée, dans le cas d'espèces radicicoles, à la distribution des racines ; en ce qui concerne *D. dipsaci*, espèce qui vit dans les tiges, elle est en relation avec le végétal où le nématode se multiplie. Le nombre de nématodes trouvés dans le sol est d'autant plus important que la plante est plus touchée (fig. 2).

La répartition verticale est perturbée par les labours d'hiver qui enfouissent profondément les couches superficielles où les populations sont les plus abondantes à l'automne. L'influence de ces pratiques culturales reste encore très mal connue ; on sait toutefois que des déplacements verticaux des nématodes peuvent avoir lieu dans le sol (voir ci-après).

B. — *Fluctuations saisonnières*

Durant la période de culture, il existe des différences dans la quantité et la qualité des individus rencontrés dans le sol. Les fluctuations observées d'après l'examen des prélèvements effectués sur le terrain permettent seulement de constater des faits. De multiples facteurs peuvent intervenir : les précipitations, la température, la plante et l'Homme... mais leur rôle ne peut être invoqué qu'à titre d'hypothèse.

En ce qui concerne les précipitations, WALLACE (1972) indique que la quantité de *D. dipsaci* rencontrée dans les couches superficielles au voisinage d'une avoine infestée, augmente avec l'abondance des pluies tombées au cours de la semaine précédant le prélèvement. En reprenant les résultats de tous les prélèvements effectués dans les trèflières au cours des diverses saisons, j'ai tenté d'établir une corrélation entre le nombre de nématodes trouvés dans le sol et les quantités de pluies tombées au cours des jours précédents. Aucune relation de ce type ne semble exister. En outre, si on considère seulement la période allant jusqu'à la 20e semaine, pendant laquelle les populations restent faibles, on constate de fortes densités dans le sol en 1967 et 1968, alors que les pluies avant les prélèvements sont faibles. D'autre part, aux mois d'octobre et de novembre 1969, les densités de population et la proportion des adultes s'accroissent de manière considérable. Or à Rennes, cette année a été exceptionnelle, puisqu'une période très sèche a duré de juin à octobre. Cette sécheresse inhabituelle est à l'origine de la disparition d'un très grand nombre de pieds de trèfle qui contenaient alors de nombreux adultes et juvéniles que l'on retrouve dans le sol à la mort de la plante.

En relation avec la *température du sol*, on constate que dans les trèflières étudiées, les densités de population de *D. dipsaci* restent faibles, c'est-à-dire inférieures à 40 individus pour 500 g, tant que la température du sol se situe au-dessous de 15°C. TSENG *et al.* (1968) effectuant des observations dans une luzernière de l'Utah constatent des faits similaires au printemps et à l'automne ; de plus, ils observent une diminution notable des densités pendant l'été et mettent en évidence une corrélation négative entre l'abondance de *D. dipsaci* et la valeur absolue de l'écart à 15°C de la température dans le sol. Il n'en est pas de même à Rennes, puisque les densités s'accroissent notablement de la mi-mai à la fin septembre. En fait, mes observations ne doivent pas être en contradiction avec celles de TSENG, compte tenu des climats très différents des deux régions étudiées ; à Rennes, la température du sol à 5 cm n'atteint que rarement 20°C alors que dans la luzernière de l'Utah, elle dépasse cette valeur ; il n'est pas impossible qu'une inactivation des nématodes ait lieu lorsque la température du sol est trop élevée. En effet, le maximum de mobilité de *D. dipsaci* dans le sol est généralement observé entre 15 et 20°C (WALLACE, 1961 ; BLAKE, 1962) ; ensuite, à 21°C dans un sol, en l'absence d'hôtes SAYRE et MOUTAIN (1962) observent une mortalité de *D. dipsaci*. De plus, à Rennes, lors de périodes chaudes et sèches on constate que *D. dipsaci*, ainsi que les autres espèces de nématodes, entrent en quiescence ; les individus alors déshydratés présentent un habitus enroulé et un aspect opaque, leur activité peut reprendre après une à deux heures de séjour dans l'eau. Ce fut le cas durant la 30e semaine de 1967, alors que la température du sol à 5 cm était de 20°C et son humidité de 5 p. 100.

La distribution superficielle de *D. dipsaci* indique le rôle important joué par la

*plante*, notamment en cas de fortes populations. L'examen de la structure des populations du sol montre qu'habituellement on rencontre une très grande majorité de stades juvéniles, mais peu d'adultes. Ainsi en 1968, des adultes sont détectés, bien qu'en petit nombre, juste avant la phase d'accroissement des densités du nématode et, en 1970, la proportion d'adultes augmente nettement à partir de la 20e semaine (tabl. 2). YEATES, (1972) étudiant l'évolution des populations de *D. dipsaci* dans une litière de forêt, constate des densités relativement élevées de mai à juillet, correspondant avec une proportion d'adultes plus importante.

D'autre part, en octobre 1969, après une période de sécheresse, on constate une proportion très élevée d'adultes, correspondant comme on vient de le voir aux nématodes contenus dans les plantes. En effet, la reproduction ne semble pas s'effectuer dans le sol (LEWIS et MAI, 1960) ; j'ai observé toutefois que des femelles gravides placées dans la terre sont capables d'y déposer quelques œufs. L'accroissement parallèle des juvéniles et des adultes semble indiquer le rôle important joué par le végétal. Selon WEBSTER (1964), le nématode du Narcisse migre de la plante vers la terre si les conditions sont humides. En outre, la phase d'accroissement des densités et de l'accroissement de la proportion des adultes a lieu après la première coupe de Trèfle ; il est vraisemblable que des nématodes quittent la plante à ce moment. Ce phénomène est net en 1970 après la coupe effectuée lors de la 22e semaine (tabl. 2).

Enfin le rôle joué par les *prédateurs et parasites* dans les conditions de plein champ est très mal élucidé. Dans le sol il est commun de rencontrer des organismes animaux et végétaux prédateurs de nématodes. A Rennes, dans les trèflières, des nématodes Mononchides sont assez fréquemment rencontrés ; ces prédateurs ne sont pas spécifiques de *D. dipsaci*. Il en est de même pour les champignons nématophages qui existent dans les sols de l'Ouest. *Arthrobotrys oligospora* a été quelquefois détecté en début d'automne après une période sèche et aussi en février, sous forme de spores adhérant à la cuticule des nématodes, de *D. dipsaci* en particulier ; ces observations ont été effectuées quatre jours après l'extraction du sol. L'infestation de plantules de trèfle par *D. dipsaci* est abaissée par l'inoculation *in vitro* d'*A. oligospora* dans un sol stérilisé (CAUBEL, 1971).

Il existe donc des différences, tant quantitatives que qualitatives, entre les nématodes extraits du sol durant la période de croissance des plantes. Il semble que de multiples facteurs peuvent intervenir et il faut considérer leur combinaison. Quoi qu'il en soit, durant l'hiver, un déclin naturel des niveaux de population est fréquemment observé. Les causes de ce déclin restent mal connues et on ignore les possibilités de survie en l'absence de nourriture au cours de l'hiver ; pour LEWIS et MAI (1960) il y a mortalité par le froid ; d'autres auteurs invoquent également des déplacements verticaux.

### C. — *Déplacements verticaux et maintien de l'espèce dans le sol*

Les observations se rapportant aux déplacements verticaux spontanés de *D. dipsaci* dans le sol sont limitées (LEWIS et MAI) 1960 ; TSENG *et al.*, 1968)). Leurs constatations semblent difficiles à interpréter ; c'est pourquoi, des études ont été réalisées avec enfouissement de nématodes. Ainsi, il apparaît que des débris de culture, même s'ils sont enfouis profondément au printemps (40 cm), peuvent jouer un rôle important dans l'infestation de la culture, dans la mesure où l'espèce se conserve

dans ces débris durant l'hiver. L'enfouissement profond ne semble permettre la remontée que d'une faible proportion de nématodes puisque les dégâts causés sont d'autant moins importants que la profondeur est plus grande. Néanmoins, en présence de la plante-hôte, ce déplacement peut s'effectuer assez rapidement (40 cm en 20 jours) (tabl. 3).

On ne connaît pas les facteurs du déterminisme de cette remontée, mais on peut remarquer que LEWIS situe la remontée et la descente du nématode exactement pendant la période d'inversion du gradient vertical de la température observée dans le sol en fonction de la profondeur. WALLACE (1961, 1971) indique que *D. dipsaci* peut se déplacer vers un préférendum thermique, il estime de plus que les nématodes peuvent migrer verticalement dans le profil du sol en réponse aux variations saisonnières de température ; mais il ajoute que l'humidité, l'aération... interviennent aussi, de telle sorte qu'il est bien difficile de connaître la part de chaque facteur. Il est possible que le mouvement ascendant de l'eau dans le sol intervienne ; dans l'expérimentation faite en pots, l'apport d'eau par la coupelle crée un tel mouvement. Pour d'autres genres de nématodes, il a été montré que certains facteurs chimiques émis par la plante sont attractifs, c'est le cas du Mil vis-à-vis d'*Hemicycliophora paradoxa* (LUC, 1961). Dans le cas de *D. dipsaci*, l'orientation peut s'effectuer vers une source de gaz carbonique (KLINGER, 1963), vers la plante-hôte (BLAKE, 1962). Il semble donc nécessaire d'envisager chaque facteur séparément. Les seules expérimentations entreprises permettent de rendre compte de la remontée des nématodes de manière globale sous les conditions printanières, en sol humide et frais et en présence d'une plante-hôte.

Dans l'expérimentation entreprise, le déplacement à partir des oignons enfouis semble moins important que pour le trèfle violet. La conservation dans les écailles des bulbes est peut-être mieux assurée que dans les tiges et les feuilles ; toutefois, cinq mois après l'enfouissement, les tissus végétaux mis dans le sol sont entièrement décomposés. On explique parfois le maintien dans le sol par l'alimentation de *D. dipsaci* sur des hyphes mycéliens (LINFORD, 1937) ; et VIGLIERCHIO (1971) montre que l'élevage de ce nématode peut s'effectuer sur certains champignons. Selon CHITWOOD, NEWHALL et CLEMENT (1940), l'hivernation sous le climat de New York se fait principalement dans les bulbes laissés sur le sol, alors que selon LEWIS et MAI (1960), elle s'effectue dans le même type de sol et qu'en outre les bulbes ne semblent pas constituer une source importante de nématodes hivernants. Lors du labour d'automne, et sous nos conditions, on ne sait pas ce qu'il advient des nématodes contenus dans les résidus de culture. D'autre part, les repousses des plantes assurent généralement un maintien du déprédateur ; le rôle de celles-ci n'est pas évalué en ce qui concerne *D. dipsaci* ; DEN OUDEN (1967) a montré que pour *Heterodera rostochiensis*, elles pouvaient jouer un rôle important. Dans le cas de l'échalote, il n'est pas rare de voir de telles repousses sur le terrain durant l'hiver et de constater que l'Anguillule s'y maintient, dans les conditions climatiques de l'Ouest.

En conclusion, il apparaît que les facteurs édaphiques jouent un rôle important sur les attaques de l'Anguillule des tiges, mais selon le type de culture il est plus ou moins essentiel. Si pour l'Oignon, une seule année de culture suffit à accroître considérablement les densités de populations, il n'en est pas de même pour le trèfle violet. La souche du trèfle de *D. dipsaci* est transmise par semence ; elle est oligophage mais la culture-hôte n'accroît pas considérablement la population dans le sol puisqu'en hiver

on ne retrouve qu'un faible nombre de nématodes pour une quantité de sol donnée. Toutefois, la culture a pour effet de généraliser l'infestation à l'ensemble de la parcelle.

Certains points ont pu être éclaircis au cours de l'étude ; ainsi les variations des densités, si elles restent encore mal expliquées, semblent se produire chaque année aux mêmes époques, sauf exception liée à des conditions climatiques très particulières. Trois périodes peuvent ainsi être définies par l'étude quantitative des densités de populations dans le sol et confirmées par l'examen des structures des populations. Le rôle de la plante semble déterminant dans ces cycles saisonniers, ainsi que celui des travaux culturaux. Enfin, les mouvements dans les couches du sol ont pu confirmer que la remontée des individus est rapide et liée à la profondeur d'enfouissement. Le rôle joué par le labour d'hiver reste mal connu, notamment quand il enfouit des végétaux infestés en profondeur et bouleverse la distribution verticale du nématode dans le sol. Il en est de même pour la migration des individus de la plante vers le sol.

Du point de vue agronomique, les résultats obtenus conduisent à nuancer la signification des analyses nématologiques de sol réalisées pour *D. dipsaci*. Selon la période de l'année, les variations importantes des densités de population au sein d'une zone d'attaque localisée montrent que des effectifs réduits en début de culture sont en relation avec des quantités bien plus élevées en cours de végétation. Les seuils de nuisibilité fournis par divers auteurs sont du même ordre que ceux observés dans les parcelles ; ainsi par exemple, SEINHORST (1956) situe ce seuil pour l'Oignon aux environs de 1 à 5 *D. dipsaci* pour 500 g de sol, c'est-à-dire que la seule présence du parasite, souvent difficile à détecter, peut être dangereuse. En outre, il ne suffit pas de considérer la densité de population dans les zones d'attaques mais on doit évaluer la proportion de surface touchée, car si elle est faible en début de saison, elle tend à se généraliser en fin de culture, ce qui a pour conséquence de laisser dans le sol un inoculum abondant et réparti sur l'ensemble de la parcelle.

Enfin, les progrès réalisés dans les techniques de lutte avec des nématicides font que l'on peut envisager de tels procédés contre *D. dipsaci*. Leur efficacité est conditionnée par la répartition des larves dans le sol et il faut tenir compte de la contamination éventuelle à partir des couches profondes. En effet, toutes autres conditions mises à part, il est souhaitable d'intervenir quand le nématode est localisé très superficiellement, au moment où il est facile à atteindre.

Ce travail entrepris principalement durant la période de culture dans divers types de productions, contribue à la connaissance de l'évolution des populations de *D. dipsaci* dans le sol. Des études en conditions contrôlées doivent compléter les observations de plein champ, notamment en considérant les relations existant entre le nématode dans les plantes et dans le sol.

*Reçu pour publication en mai 1973.*

## SUMMARY

STUDY OF THE *DITYLENCHUS DIPSACI* (KUHN) FILIPJEV POPULATIONS. DISTRIBUTION AND FLUCTUATIONS IN THE SOILS OF THE WESTERN FRANCE IN VEGETABLE AND FODDER CULTURES

The observations reported here under have been made essentially under the normal conditions of culture in Western France ; moreover, some experiments have been carried out in small plots and in plots after artificial infestation.

The distribution of *D. dipsaci* in the soil is uneven, not only at the level of the plot since the pockets of infection are involved by the contamination through seed or soil, but also within these very areas. Therefore, the population densities in the soil are difficult to estimate quantitatively ; however, the superficial localisation of this nematode after harvesting and before ploughing makes the estimation easier. The population is never dense beyond 20 cm in depth, whatever may be the culture. The densities vary considerably during the seasons in the soils set with cultures of clover and onions. After the samplings effected at intervals in clover culture areas, three periods can be determined during the farm year of this fodder in Western France : the first period in spring, during which the population level remains slow, is followed by a period of increase as from May, then by a period of decrease towards the end of September which brings the population back to a level approaching that one observed at the beginning of the farm year. The individuals found in the soil are mainly larvae of the 3rd and in particular, 4th stage ; adults are generally rare, except between the 20th and 30th week. The influence of the factors acting on the population level in soil is difficult to show up, the more as they act jointly. The pluviometry during the days preceding the sampling does not seem to have a significant influence on these variations.

On the contrary, the beginning of the increase phase coincides, in the soils with clover culture, with the period when soil temperature exceeds 15°C, with a rapid growth of the plant and the first cut of the fodder. The role of the predators of *D. dipsaci* (Mononchids, Arthrobotrys), sometimes found in the soil, is unknown. Vertical movements in soil layers can also occur, and the upward motion of the nematodes burried at a depth of 40 cm develops quickly in the presence of the host-plant. This migration takes place likely after winter ploughing under natural conditions.

From an agricultural point of view, it seems therefore, important to qualify the value of the nematologic analyses of a culture-bearing soil, according to the sampling period. The culture of the host-plant generally induces an increase of the population level in soil through the presence of an important inoculum at the end of the farm year. As far as clover is concerned, in case of seed-born infestation, a year of culture alters little the population level in spite of a temporary increase between the 20th and 40th week of the farm year. On the contrary, a spot-like infestation, at the beginning, spreads over almost the whole plot and leaves a relatively low but regularly distributed inoculum. The problem is to determine if a rich and localised inoculum, as in the case of onion culture, is more dangerous for the future host-plants than a weak and scattered inoculum, considering the fact that the nematode survival is linked to the soil characteristics.

The study of the dynamics of populations in cultivated soils must therfore, be completed by the study of the influence of the factors acting upon the movements of *D. dipsaci* from the plant towards the soil, but also from the soil towards the plant.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BLAKE C. D., 1962. Some observations on the orientation of *Ditylenchus dipsaci* and invasion of oats seedlings. *Nematologica*, **8**, 177-192.

CAUBEL G., 1969. Importance des problèmes posés par l'Anguillule des bulbes et des tiges *Ditylenchus dipsaci* dans l'ouest de la France. *C. R. Acad. Agric.*, 497-597.

CAUBEL G., 1971. Le problème du nématode des tiges et des bulbes en France. in « Les nématodes des cultures ». *Journées françaises d'études et d'information A. C. T. A., Paris*, nov. 1971, 192-256.

CAUBEL G., MUGNIERY D., RIVOAL R., 1972. Distribution de l'Anguillule des bulbes et des tiges *Ditylenchus dipsaci* (KÜHN) FILIPJEV dans le sol, à l'intérieur d'un foyer d'attaque sur trèfle. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **4**, 385-393.

CAYROL J.-C., 1954. Études préliminaires sur le cycle évolutif de *Ditylenchus myceliophagus* GOODEY. *Nematologica*, **10**, 361-368.

CHITWOOD B. G., NEWHALL A. G., CLEMENT R. L., 1940. Onion bloat or eelworm rot a disease caused by the bulb or stem nematode. *Ditylenchus dipsaci* (KÜHN) FILIPJEV. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, **7**, 44-51.

DALMASSO A., 1966. Méthode simple d'extraction des nématodes du sol. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, **3**, 473-488.

DONCASTER C. C., WEBSTER J. N., 1968. Clumping of the plant parasitic nematode, *Ditylenchus dipsaci*, in water. *Nematologica*, **14**, 131-136.

FRITZSCHE R., 1967. Untersuchungen zum Wirtspflanzenkreis und zur Populations-dynamik einer Zwiebel-Herkunft von *Ditylenchus dipsaci*. *Arch. Pflanzensch.*, **3**, 11-25.

GOFFART H., 1964. Einige Beobachtungen zur Biologie und Ätiologie des Rubenkopfalchens *Ditylenchus dipsaci*. *Mitt. Biol. Bundanst. Ld. v. Forstw*, **77**, 62-72.

HESLING J. J., 1967. Vertical migration of the narcissus stem eelworm in soil. *Pl. Path.*, **72**, 1-5.

KLINGLER J. K., 1963. Die Orientierung von *Ditylenchus dipsaci* in gemessenen künstlichen und biologischen $CO_2$-Gradienten. *Nematologica*, **9**, 185-199.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3), 325-333.

# QUELQUES LEVURES ISOLÉES DE *RUGULOSCOLYTUS RUGULOSUS* MULLER DANS LA RÉGION LYONNAISE (1)

Marie-Claire PIGNAL

*Section Levures, associée au C. N. R. S.,*
*Biologie végétale, Université Lyon I,*
*43 boulevard du 11-Novembre-1918,*
*69621 Villeurbanne*

## RÉSUMÉ

Durant cinq années consécutives, au printemps, une étude de la microflore du Petit Scolyte des arbres fruitiers (*Ruguloscolytus rugulosus* MULLER) dans les environs de Lyon a permis d'isoler très fréquemment deux espèces de levures, *Hansenula holstii* et *Candida diddensii*.

Bien que plusieurs auteurs aient souligné l'importance des levures chez les insectes du bois (FRANCKE-GROSMANN, *in* HENRY, 1967) et que des études détaillées aient été faites chez des Scolytides des essences forestières et notamment des Pins en Amérique du Nord (SHIFRINE et PHAFF, 1956 ; CALLAHAM et SHIFRINE, 1960), il semble que personne ne se soit intéressé à la microflore levurienne du Petit Scolyte des arbres fruitiers (*Ruguloscolytus rugulosus* MULLER). Cet insecte, dont l'aire de répartition est très étendue (Europe et Asie occidentale, Amérique du Nord et du Sud), s'attaque principalement aux Rosacées ligneuses, groupe auquel appartiennent la plupart de nos arbres fruitiers. Les galeries de ce Scolyte s'étendent en réseau plus ou moins enchevêtré sous l' « écorce », c'est-à-dire dans la zone cambiale, entre le liber et l'aubier. SCHVESTER (1957) donne de nombreux renseignements sur sa biologie et son écologie.

(1) Ce travail fait partie d'une thèse de Doctorat d'État ès-Sciences naturelles qui doit être soutenue à l'Université Claude Bernard (Lyon I) en 1973.

Nous avons eu la possibilité d'examiner, pendant plusieurs années consécutives, la flore levurienne de cet insecte : nous avons disposé, en effet, à plusieurs reprises entre 1964 et 1968, au printemps, de rameaux infestés appartenant à diverses essences fruitières (Cerisier, Pêcher, Prunier, Abricotier...) et provenant de différentes localités de la région lyonnaise (dans un rayon d'une cinquantaine de kilomètres autour de Lyon).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les insectes prélevés en mars-avril sont pour la plupart à l'état larvaire, forme sous laquelle ils ont passé l'hiver ; ils proviennent de la 2e ponte de l'année précédente (effectuée en août). Quelques prélèvements plus tardifs nous ont donné des nymphes ou même des imagos (normalement, dans cette région, l'essor imaginal a lieu fin avril, début mai).

Les techniques d'isolement et d'étude ont déjà été décrites dans nos travaux précédents (PIGNAL, 1968 et 1971). En 1964 et 1965, les larves prélevées dans les galeries furent mises directement dans le milieu d'enrichissement pour levures, sans désinfection. Par la suite, nous avons procédé soit à un rinçage préalable, permettant d'avoir une idée de la microflore externe seule, soit, de préférence, à un rinçage suivi d'une désinfection de 3 mn dans l'alcool à 70° et d'un écrasement de la larve dans le milieu de culture, soit, pour plusieurs séries de prélèvements, à des filtrations sur membrane qui donnent une image plus précise de la microflore. A noter qu'à cause de la petite taille des insectes (2 mm de longueur), nous n'avons jamais effectué de dissection.

Les levures isolées ont été étudiées et identifiées selon les techniques classiques d'étude (WICKERHAM, 1951 et 1960, BOIDIN *et al.*, 1964, MONTROCHER, 1967 et enfin LODDER, 1970). Quelques souches atypiques, ainsi que celles d'*Aureobasidium pullulans*, dont la description ne figure pas dans l'ouvrage de LODDER (1970), furent envoyées pour confirmation de détermination au Centraalbureau voor Schimmelcultures, à Delft (Pays-Bas).

## RÉSULTATS

### *Observations et isolements*

Le tableau 1 résume les observations que nous avons faites. Sur les 69 échantillons examinés, tous sauf 3 contenaient des microorganismes et 46 des levures qui ont été isolées. Nous avons pu rattacher les levures aux espèces suivantes :

*Hansenula holstii* présent dans 37 échantillons ;
*Candida diddensii* présent dans 16 échantillons ;
*Torulopsis fujisanensis* présent dans 1 échantillon ;
*Cryptococcus laurentii* var. *magnus* présent dans 1 échantillon ;
*Rhodotorula pallida* présent dans 1 échantillon.

### *Remarques taxonomiques sur les espèces de levures isolées*

1. *Hansenula holstii* WICKERHAM.

Les nombreuses souches que nous rattachons à cette espèce en présentent tous les caractères, y compris celui de sporuler très difficilement (seules deux souches, en effet, ont, après confrontation, formé des asques nombreux libérant facilement

TABLEAU I

*Types de micro-organismes présents dans les différents échantillons*

| Date | Échantillon | Microorganismes présents | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Bactéries | *Penicillium* | *A. pullulans* | Champ. levuriformes | autres Champ. filamenteux | *H. holstii* | *C. diddensii* | *cf. C. diddensii* | *T. fujisanensis* | *Cr. laurentii* var. *magnus* | *Rh. pallida* |
| 1964 | larve | + | | | | | | | | | | |
| | larve | + | | | | | | | | | | |
| | larve | + | | | + | | | | | | | |
| | larve | | | | | | + | | | | | |
| | larve | + | | | + | | | | | | | |
| | larve | | | | | | | + | | | | |
| | larve | + | | | | | | | | | | |
| | larve | + | | | | | | + | | | | |
| 1965 | larve | | + | | | | | | | | | |
| | larve | | + | + | | | | | | | | |
| | larve | | | | | + | | | | | | |
| | larve | | | | | | + | | + | | | |
| | larve | | | | | + | | + | | | | |
| | moulure excrémentielle | + | + | | | | + | + | + | | | |
| | larve | | | + | | + | | + | | | | |
| | moulure excrémentielle | | | | | + | | + | | | | |
| | larve | | | | + | | | | | | | |
| | larve | | | | + | | | + | | | | |
| | larve | | | | + | | | | | | | |
| | moulure excrémentielle | | | | + | | + | + | | + | | |
| | larve | | | + | | | | | | | | |
| | larve | | | | | + | | | | | | |
| | larve | | | | | + | + | | | | | |
| | imago | | + | | | + | | | | | | |
| | imago | | | | | + | | | | | | |
| | imago | | + | | | + | | | | | | |
| | imago | | | + | | + | | | | | | |
| 1966 | larve | | + | | | | + | | | | | |
| | larve | + | | | | | + | | | | | |
| | larve (rinçage) | | | | | | + | | | | | |
| | larve (intérieur) | | | | | + | + | | | | | |
| | larve (rinçage) | | | | | | + | | | | | |
| | larve (intérieur) | | | | | + | | | | | | |
| | larve | | | | + | + | + | + | | | | |
| | larve | + | | | + | + | + | | | | | |
| | larve | | | | | | + | | | | | |
| | larve (rinçage) | | | | | | + | + | | | | |
| | larve (intérieur) | | | | | + | | + | | | | |
| | larve | | | | | | | + | | | | |

TABLEAU I *(suite)*

| Date | Échantillon | Micro-organismes présents | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Bactéries | *Penicillium* | *A. pullulans* | Champ. levuriformes | Autres Champ. filamenteux | *H. holstii* | *C. diddensii* | *cf. C. diddensii* | *T. fujisanensis* | *Cr. laurentii* var. *magnus* | *Rh. pallida* |
| 1966 | larve | | | | | + | + | | | | | |
| | nymphe | + | | | + | | + | | | | + | |
| | larve | + | | | + | + | | | | | | |
| | larve | | + | | | | | | | | | |
| | larve | | | | | | + | | | | | |
| 1967 | larve | | | | | + | + | | | | | + |
| | larve | + | | | + | + | + | | | | | |
| | larve | + | | | | + | + | + | | | | |
| | larve rinçage | + | | | | | + | + | | | | |
| | larve intérieur | + | | | | | + | | | | | |
| | larve rinçage | + | | + | | | + | | | | | |
| | larve intérieur | + | | | | | + | | | | | |
| | moulure excrémentielle | | | | | | + | | | | | |
| | larve rinçage | + | | | | | + | | | | | |
| | larve intérieur | + | | | | + | + | | | | | |
| | larve | | | | | | + | | | | | |
| | moulure excrémentielle | | | | | + | + | | | | | |
| | larve | | | | | | + | | | | | |
| | larve | | | | | + | + | | | | | |
| | larve | + | | | | | + | | | | | |
| | larve | | | | | | + | | | | | |
| | larve | | | | | | + | | | | | |
| | larve | | | | | + | + | | | | | |
| | larve | | | | | + | + | | | | | |
| | larve | | | | | | + | | | | | |
| | larve | | | | | | + | | | | | |
| | nymphe | | | | | | | | | | | |
| | nymphe | | | | | | | | | | | |
| 1968 | larve rinçage | | + | | + | | + | | | | | |
| | larve intérieur | | | | + | | | | | | | |
| | larve rinçage | | | | | | + | | | | | |
| | larve intérieur | + | | | + | | | | | | | |
| | larve rinçage | | | | | | + | | | | | |
| | larve intérieur | + | | | + | | + | | | | | |
| | nymphe | + | + | | | + | | | | | | |
| | larve rinçage | + | | | + | + | | + | | | | |
| | larve intérieur | | | | + | | | | | | | |
| | nymphe rinçage | + | | | + | + | | + | | | | |
| | nymphe intérieur | + | | | | + | | + | | | | |

les spores). Cette espèce est aisément reconnaissable morphologiquement, dès l'isolement, à l'aspect souvent mucoïde des colonies et à la forme particulière des cellules végétatives (cellules en forme de burette à huile).

2. *Candida diddensii* (PHAFF, MRAK, WILLIAMS) FELL et MEYER.

Nous avions tout d'abord pensé déterminer ces souches comme étant *C. tenuis* DIDDENS et LODDER espèce que l'on rencontre fréquemment chez divers insectes et que nous avons nous-même souvent isolée. Mais le lactose n'est pas assimilé, sauf peut-être dans quelques cas après un temps de latence de plus d'un mois, si bien qu'avec la clé proposée par VAN UDEN et BUCKLEY (*in* LODDER 1970), nous arrivons à *C. diddensii*.

Nous rangeant à l'avis du C. B. S. que nous avons consulté pour leur détermination, nous rattachons également à ce groupe cinq isolements (*i* 176-180). Ils diffèrent sensiblement des autres tant par divers caractères physiologiques que, surtout, par leur aspect morphologique, et nous les désignerons ici sous le nom de cf. *Candida diddensii*. Nous avons rencontré cette forme si rarement qu'elle ne peut être qu'accidentelle, et la même constatation est d'ailleurs valable pour les trois isolements dont il va être maintenant question.

3. *Torulopsis fujisanensis* SONEDA.

Après en avoir fait l'étude, nous avons dû confier au C. B. S. la détermination de notre souche *i* 164. Voici la réponse du Dr. RODRIGUES de MIRANDA : « I have identified this strain with *Torulopsis fujisanensis* SONEDA but I must admit that there are a few points of difference between the standard description and my results. *i* 164 makes a light pink colour, the original strain does not ; *i* 164 does not assimilate *d*-Ribose and the original strain does. But the shape and the size of the cells and the rest of the assimilation and fermentation pattern correspond very well with the standard description (1). »

4. *Cryptococcus laurentii* var. *magnus* LODDER et VAN RIJ.

Bien que l'identification proposée ait été assez difficile à établir, il ne semble pas qu'il y ait des différences importantes entre les caractères de notre souche *i* 272 et la description de cette variété (PHAFF et FELL, *in* LODDER, 1970).

5. *Rhodotorula pallila* LODDER.

Les différents caractères de la souche *i* 303 correspondent assez bien à la description de cette espèce (PHAFF et AHEARN, *in* LODDER, 1970). Seule diffère la coloration (non pas rose, mais jaunâtre légèrement mêlé de rouge). La souche-type étant plus pâle que les autres, la discussion mentionne « the variability in carotenoid pigment composition in the genera *Rhodotorula* and *Cryptococcus* » (2) il se pourrait donc qu'on ait à faire à une souche encore moins pigmentée que la souche-type.

(1) « J'ai identifié cette souche à *Torulopsis fujisanensis* SONEDA mais je dois reconnaître qu'il y a quelques points de différence entre la description témoin et mes résultats. *i* 164 produit une couleur rose pâle, le témoin non ; *i* 164 n'assimile pas le *d*-Ribose, le témoin si. Mais la forme et la taille des cellules, le reste du mode d'assimilation et de fermentation correspondent très bien à la description témoin. »

(2) « La variabilité de la composition du caroténoïde chez les genres *Rhodotorula* et *Cryptococcus*. »

*Répartition des microorganismes*

Comme nous l'avons déjà signalé, plus de 95 p. 100 des échantillons contenaient des microorganismes et près de 70 p. 100 des levures. Ces levures, rarement seules présentes (dans 16 p. 100 des cas) étaient le plus souvent accompagnées de bactéries diverses, de champignons filamenteux (en particulier *Penicillium*) et de champignons à cellules-levures (*Aureobasidium pullulans* de BARY, par exemple) (voir tabl. 1).

Si nous examinons les résultats obtenus pour les différents stades de développement du Scolyte, nous voyons que les levures sont fréquentes dans les larves (70 p. 100 d'entre elles en contiennent), comme dans les prélèvements de moulure excrémentielle (qui en contiennent tous), mais qu'elles semblent plus rares dans les individus se trouvant à des stades ultérieurs (22 p. 100 seulement).

TABLEAU 2

*Comparaison des résultats suivant les années*

| Date | Nombre d'échantillons examinés | Nombre d'échantillons contenant | | |
|---|---|---|---|---|
| | | des micro-organismes | des levures | des levures seules |
| 1964 | 8 | 8 | 3 | 1 |
| 1965 | 20 | 20 | 8 | 1 |
| 1966 | 14 | 14 | 12 | 2 |
| 1967 | 21 | 18 | 18 | 7 |
| 1968 | 6 | 6 | 5 | 0 |
| Total | 69 | 66 | 46 | 11 |

Le tableau 2 permet une comparaison des résultats de chaque année. Les deux premières années, les levures étaient plus rarement représentées (40 p. 100, au maximum, des échantillons contenaient des levures) alors que, les trois années suivantes (1966-68), nous avons trouvé des levures dans plus de 80 p. 100 des échantillons considérés. Peut-être faut-il lier cette différence à l'époque des prélèvements puisqu'ils ont été faits fin mars en 1964 et 1965 et deux à six semaines plus tard les autres années (en 1966 fin avril, en 1967 à la mi-avril et en 1968 dans le courant de la première quinzaine de mai).

Dans 11 échantillons nous avons pu étudier séparément la microflore de surface (prélevée par un premier rinçage) et la microflore interne (libérée par écrasement de la larve avec, généralement, entre ces deux opérations, une désinfection par passage dans un bain d'alcool). Très souvent (7 fois), nous avons retrouvé dans les deux cas la même levure, mais la composition de la microflore pouvait être pourtant sensiblement différente.

Pour 16 échantillons nous avons effectué des filtrations sur membrane (tabl. 3) soit du broyat de la larve désinfectée, soit du rinçage externe d'une part et du broyat de larve désinfectée d'autre part. Cela nous a permis, à la fois, de repérer les différents types de micro-organismes présents et de compter au moins approximativement, le

nombre d'individus de chaque type. Dans 7 cas au moins, ils étaient très peu nombreux (moins de 100) mais tout de même de plusieurs types. C'étaient parfois les bactéries qui prédominaient, mais le plus souvent (dans 11 cas) c'étaient les levures, *H. holstii*, généralement, ou *C. diddensii*.

TABLEAU 3

*Dénombrements sur membranes*

Le signe + indique la présence du micro-organisme considéré ; mais toutes les fois que cela a été possible, le nombre de germes par individu est indiqué approximativement et +++ indique une trop grande abondance pour que le dénombrement ait été possible.

| Date | Échantillon | Bactéries | *Penicillium* | *A. pullulans* | Champignons levuriformes | Autres Champ. filamenteux | *H. holstii* | *C. diddensii* | *Cr. laurentii* var. *magnus* | *Rh. pallida* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1966 | larve rinçage | | | | | | | | | |
| | larve intérieur | | + | | | | + | | | |
| | larve non désinfectée | > $10^4$ | | | $10^3$ | $10^3$ | > $10^4$ | | | |
| | nymphe non désinfectée | +++ | | | + | | > 10 | | + | |
| | larve non désinfectée | 10 | | | 10 | 10 | | | | |
| 1967 | larve désinfectée | | | | | | 10 | | | + |
| | larve désinfectée | + | | | + | 10 | 10 | | | |
| | larve désinfectée | 10 | | | | + | 10 | 10 | | |
| | larve rinçage | < $10^2$ | | | | | $10^2$ | < $10^3$ | | |
| | larve intérieur | > 10 | | | | | < $10^4$ | | | |
| | larve rinçage | $10^2$ | | $10^3$ | | | < $10^4$ | | | |
| | larve intérieur | $10^2$ | | | | | $10^4$ | | | |
| | moulure excrémentielle | | | | | | +++ | | | |
| | larve rinçage | + | | | | | $10^3$ | | | |
| | larve intérieur | < 10 | | | | + | $10^4$ | | | |
| 1968 | larve rinçage | | 1 | | + | | < 10 | | | |
| | larve intérieur | | | | + | | | | | |
| | larve rinçage | | | | | | $10^2$ | | | |
| | larve intérieur | + | | | + | | | | | |
| | larve rinçage | | | | | | > $10^3$ | | | |
| | larve intérieur | + | | | + | | $10^2$ | | | |
| | larve rinçage | + | | | $10^2$ | + | | $10^2$ | | |
| | larve intérieur | | | | + | | | | | |
| | nymphe rinçage | + | | | + | + | | $10^3$ | | |
| | nymphe intérieur | + | | | + | | | + | | |

## DISCUSSION

Les résultats obtenus montrent que les levures sont fréquentes chez le Petit Scolyte des arbres fruitiers ; par la technique des filtrations sur membranes (qui est la plus fine des techniques que nous avons utilisées), nous avons vu qu'elles sont présentes chez la plupart des individus examinés.

Mais elles ne sont représentées que par deux espèces (les autres étant certainement accidentelles) : *Hansenula holstii* et *Candida diddensii*.

La première a été décrite par WICKERHAM (1960) qui l'a isolée de très nombreuses fois de moulure excrémentielle provenant de Pins et autres Conifères, mais également de gommes de Pruniers. Aucune des 147 souches étudiées par WICKERHAM (*in* LODDER, 1970) ne semble avoir été prélevée directement sur ou dans le corps d'un insecte. Mais cet auteur dit pourtant qu'avec *H. capsulata* c'est le plus commun des *Hansenula* vivant en association avec les Insectes des écorces (il ne cite aucun nom d'hôte) ; les phosphomannanes produits favoriseraient l'adhérence des levures sur le corps de l'insecte et leur transport d'arbre en arbre. Il est en effet difficile d'expliquer la fréquence de nos isolements seulement par l'abondance de cette levure dans les gommes de Pruniers et il y a probablement un rapport plus étroit entre *R. rugulosus* et *H. holstii*.

Quant à *C. diddensii*, la souche-type et la plupart des autres souches connues proviennent d'eau de mer ou d'animaux marins (crevettes, poissons, etc). Mais sa présence ici n'est pas surprenante puisque VAN DER WALT *et al.* (1971) la signale comme étant, en Afrique du Sud, communément associée aux Coléoptères attaquant le bois.

On ne peut manquer de noter la ressemblance qui existe, du point de vue physiologique, entre ces deux espèces. A part l'assimilation du nitrate, elles présentent en effet, à quelques détails près, le même schéma : fermentation du glucose et (plus tardivement et irrégulièrement, chez *H. holstii* surtout) du galactose, assimilation de la plupart des substances carbonées proposées, besoins vitaminiques identiques (la croissance est meilleure si on leur fournit de la biotine et de la thiamine). Peut-être est-ce à cette similitude que l'on doit de les retrouver toutes deux dans les galeries et les larves de *R. rugulosus*.

*Reçu pour publication en juin 1973.*

## REMERCIEMENTS

Nous remercions M. MILAIRE, du Service de la Protection des Végétaux, qui nous a procuré pendant plusieurs années consécutives des rameaux infestés par *Ruguloscolytus rugulosus*.

## SUMMARY

YEASTS ISOLATED FROM *RUGULOSCOLYTUS RUGULOSUS* MULLER IN THE LYON AREA

During five consecutive years, the microflora of *Ruguloscolytus rugulosus*, around Lyon (Rhône, France), was studied. Two species of yeasts, *Hansenula holstii* and *Candida diddensii* were very often isolated.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BOIDIN J., PIGNAL M. C., LEHODEY Y., VEY A., ABADIE F., 1964. Le genre *Pichia* sensu lato (Première contribution). *Bull. Soc. Mycol. France*, **80**, 396-438.

CALLAHAM R. Z., SHIFRINE M., 1960. The yeasts associated with bark beetles. *Forest Sci.*, **6**, 146-154.

HENRY S. M., Éd., 1967. *Symbiosis*, **2**. Academic Press, New York and London, 443 p.

LODDER J. Éd., 1970. *The yeasts, a taxonomic study*, 2 nd ed. North-Holland, Publ. Comp., Amsterdam, London, 1385 p.

MONTROCHER R., 1967. Les *Candida* à pouvoir fermentaire et n'assimilant pas les nitrates. *Bull. Soc. Mycol. France*, **83**, 641-730.

PIGNAL M. C., 1968. Quelques levures associées à des insectes xylophages de la République Centrafricaine. *Cahiers de la Maboké*, **6**, 5-15.

PIGNAL M. C., 1971. Quelques levures associées à des larves xylophages de Coléoptères Buprestides du Canada. *Naturaliste can.*, **98**, 69-82.

SCHVESTER D., 1957. Contribution à l'étude écologique des Coléoptères Scolytides. Essai d'analyse des facteurs de fluctuation de populations chez *Ruguloscolytus rugulosus* MULLER 1818. *Ann. I. N. R. A.*, **8**, ser. *Epiphyties* (H. S.), 1-162.

SHIFRINE M., PHAFF H. J., 1956. The association of yeasts with certain bark beetles. *Mycologia*, **48**, 41-55.

VAN DER WALT J. P., SCOTT D. B., VAN DER KLIFT W. C., 1971. Four new, related *Candida* species from South African insect sources. *Antonie van Leeuwenhoek*, **37**, 449-460.

WICKERHAM L. J., 1951. Taxonomy of yeasts. U. S. Dept. Agric., Washington D. C. *Techn. Bull.*, **1029**, 1-56.

WICKERHAM L. J., 1960. *Hansenula holstii*, a new yeast important in the early evolution of the heterothallic species of its genus. *Mycologia*, **52**, 171-183.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3), 335-349.

# SENSIBILISATION DES LARVES DE *PHYLLOPHAGA PLEEI* BL. ET DE *P. PATRUELOIDES* PA. (*COLEOPTERA : SCARABAEIDAE*) A LA MYCOSE A *METARRHIZIUM ANISOPLIAE* SOROKIN AU MOYEN D'UNE FAIBLE DOSE D'INSECTICIDE OU D'UN AUTRE AGENT INFECTIEUX

L. GRUNER

*Station de Zoologie et de Lutte biologique,*
*C. R. A. des Antilles et de la Guyane,*
*Domaine Duclos, 97170 Petit Bourg (Guadeloupe)*

## RÉSUMÉ

La sensibilité des vers blancs ou larves de *Phyllophaga pleei* BL. et *P. patrueloides* PA. (*Scarabaeidae Melolonthinae*) de Guadeloupe à l'agent de la muscardine verte, *Metarrhizium anisopliae* (METSCH), SOROKIN a fait l'objet d'une étude au laboratoire, afin de définir l'action de diverses souches en fonction de la dose de spores et de l'agent infectieux.

Pour améliorer les résultats, l'étude de la sensibilisation de ces larves est entreprise, par une modification de l'état physiologique de l'insecte au moyen d'une dose réduite d'insecticide (parathion ou trichloronate) ou de l'action combinée avec d'autres germes, tels *Bacillus popilliae* (souche isolée de *P. pleei*) et *Vagoiavirus melolonthae*.

## INTRODUCTION

Le champignon entomopathogène, *Metarrhizium anisopliae* (METSCH) SOROKIN est répandu dans le monde, des régions tropicales aux régions tempérées et est capable d'attaquer un grand nombre d'espèces à tous les stades. Aussi son emploi dans la lutte contre les ravageurs a-t-il été essayé dès 1888 par KRASSILTSCHICK contre

*Anisoplia austriaca* KERBST. (*Scarabaeidae*). Des résultats inconstants et la découverte des insecticides de synthèses provoquèrent un ralentissement des recherches dans ce domaine mais l'actualité des travaux sur la lutte biologique fait que l'emploi des champignons est envisagé dans la lutte contre de nombreux Scarabeides, par exemple, *Beauveria tenella* contre *Melolontha melolontha* (FERRON, 1967), *M. anisopliae* contre les *Oryctes* (HURPIN, 1966, NIRULA, 1957) ou contre divers insectes des prairies en Nouvelle-Zélande (LATCH, 1965). A Porto Rico des essais ont eu lieu contre *Phyllophaga portoricensis* et *P. vandinei* (WOLCOTT, 1965).

En Guadeloupe, nous avons observé à plusieurs reprises des cas de muscardine verte dans la nature sur des larves âgées et des nymphes de Curculionides et de Scarabeides, dans le sol ou dans du bois en décomposition. Les études de population de larves de 2 espèces de *Phyllophaga* n'ont pas permis d'évaluer de façon quantitative l'action de ce champignon comme facteur de mortalité. Cependant les conditions climatiques semblent favorables au développement de ce germe ; aussi nous avons commencé une étude au laboratoire de la sensibilité de ces vers blancs à *Metarrhizium anisopliae*, afin d'orienter des expériences dans la nature.

Nous avons en premier lieu comparé la sensibilité de ces deux insectes due à différentes souches du champignon, puis étudié les modifications du processus pathologique dans le sens d'une sensibilisation au moyen de l'action combinée avec un insecticide ou un autre germe.

## I. — SENSIBILITÉ A DIVERSES SOUCHES DE *METARRHIZIUM ANISOPLIAE* (METSCH) SOROKIN

### 1. — *Matériel et méthode*

a) *Les insectes.*

Les adultes, particulièrement polyphage de *Phyllophaga pleei* BL., commettent parfois des dégâts spectaculaires à divers arbres fruitiers, et en bordure de bananeraies, tandis que les larves se développent au détriment des racines de graminées (GRUNER, 1969). *Phyllophaga patrueloides* PA. pullule dans les champs de Canne à sucre des régions plus sèches de l'île au point de diminuer sensiblement le rendement de certaines parcelles. Nous avons rencontré des densités atteignant 60 larves âgées par touffe de Canne.

Ces vers blancs sont élevés au laboratoire isolément dans de la tourbe horticole, et alimentés toutes les 2 à 3 semaines d'un morceau d'igname (*Dioscorea* sp.), technique inspirée de celle mise au point pour les larves de *Melolontha melolontha* (HURPIN, 1964). Nous avons pu ainsi utiliser pour nos essais des larves de *P. pleei* issues de pontes au laboratoire, et de *P. patrueloides* prélevées au 1$^{er}$ et 2$^{e}$ stade dans la nature puis mises en élevage.

Les larves âgées de *M. melolontha* étant plus sensibles au champignon que les jeunes (FERRON, 1967), nous avons effectué un premier essai avec des larves au 3$^{e}$ stade depuis 4 mois, mais les insectes se sont nymphosés avant l'apparition de la maladie 1 à 2 mois après le traitement. Aussi nous avons utilisé par la suite de jeunes larves au 3$^{e}$ stade.

b) *Metarrhizium anisopliae* (METSCH), SOROKIN.

Ce germe est susceptible d'attaquer un très grand nombre d'insectes puisque VEEN (1968) cite 204 espèces. Nous pouvons compléter cette liste par des cas rencontrés dans la nature en Guadeloupe :

*Scarabaeidae Melolonthinae* : *Phyllophaga pleei* BL.
*Phyllophaga patrueloides* PA.

*Rutelinae* : *Macraspis tristis* CAST.
*Dynastinae* : *Cyclocephala insulicola* AR.
*Cyclocephala tridentata* L.
*Lygirus cuniculus* F.
*Scolytidae* : *Hexacolus guyanensis* SCH.

D'après les travaux récents sur la spécificité des souches de *M. anisopliae* (DIOMANDE, 1968, FERRON et DIOMANDE, 1969) nous avons choisi des souches émettant des conidiospores de type minor (6 à 8 μ de longueur) et d'autres de type major (9 à 14 μ). Nous en avons retenu 3, isolées d'insectes de la Guadeloupe, et 4 provenant de la mycothèque de la Station de Lutte biologique de La Minière (tabl. 1).

TABLEAU I

*Origine et caractéristiques des souches de* M. anisopliae *utilisées*

| N° de mycothèque | Insectes — Hôte | Région d'origine | Longueur moyenne de la conidie en microns | Forme |
|---|---|---|---|---|
| 41 | *Phyllophaga pleei* BL. ..... | Guadeloupe | 6,5 | minor |
| 42 | *P. patrueloides* PA. ..... | — | 5,9 | — |
| 35 | *M. melolontha* L. ..... | France | 6,8 | — |
| 20 | *Leptinotarsa decemlineata* SAY. ... | — | 7,6 | — |
| 43 | *Macraspis tristis* CAST..... | Guadeloupe | 9,2 | major |
| 29 | *Oryctes rhinoceros* L. ..... | Samoa | 14,3 | — |
| 32 | *Cetonia aurata* L. ..... | France | 10,4 | — |

*Obtention de blastospores.* — Une suspension de conidiospores à 10 p. 100 de Tween 80 a été utilisée pour ensemencer des Erlenmeyers contenant du milieu ADAMEK (1964), à raison de $10^6$ spores par ml de milieu, placés ensuite sur un agitateur à la température ambiante (25-27°C). Nous avons pu obtenir une quantité suffisante de blastopores en 3 à 4 jours pour toutes les souches, sauf pour celle isolée de *Macraspis tristis*, avec une production de l'ordre de 108 spores/ml de milieu.
*Obtention de conidiospores.* — Des fioles de Roux contenant du Sabouraud gélosé ont été ensemencées et maintenues 2 semaines dans une enceinte à 28°C, température optimale de développement de *M. anisopliae* (DIOMANDE, 1968). Seule la souche isolée de *Cetonia aurata* ne s'est pas développée de manière satisfaisante et n'a pu être utilisée dans nos essais.

c) *Traitements et contrôles.*

Deux doses par souche : $10^5$ et $10^7$ spores/grammes de tourbe en suspension dans 700 ml d'eau ont permis d'infecter les 250 grammes de tourbe sèche nécessaire aux 25 larves du 3e stade de chaque lot. 800 larves de chaque espèce ont constitué les 4 lots témoins et les 28 lots traités : 2 agents infectieux à 2 doses pour 7 souches. La température de l'essai était de 27°C ± 2.

Les contrôles hebdomadaires consistaient à noter les insectes tués par le champignon en vérifiant l'appartenance des spores au type minor ou major, et à faire des frottis colorés au bleu lactique de l'hémolymphe et du tissu adipeux des cadavres présentant une septicémie. Nous avons limité nos observations à 5 mois car au-delà de ce délai les larves se nymphosent.

## 2. — *Résultats*

### a) *Évolution de la maladie.*

Nous n'avons rencontré qu'exceptionnellement des larves présentant des taches de mélanisation. Les courbes de la figure 1 présentant les meilleurs résultats obtenus avec la dose la plus élevée font apparaître la lenteur d'évolution de la maladie. Les

premiers cas de mortalité se manifestent dès la 1re ou la 2e semaine, mais leur nombre s'accroît 2 mois après le traitement. Au bout de 5 mois, la mortalité totale des lots traités atteint respectivement 76 p. 100 et 100 p. 100 chez les larves de *P. pleei* et

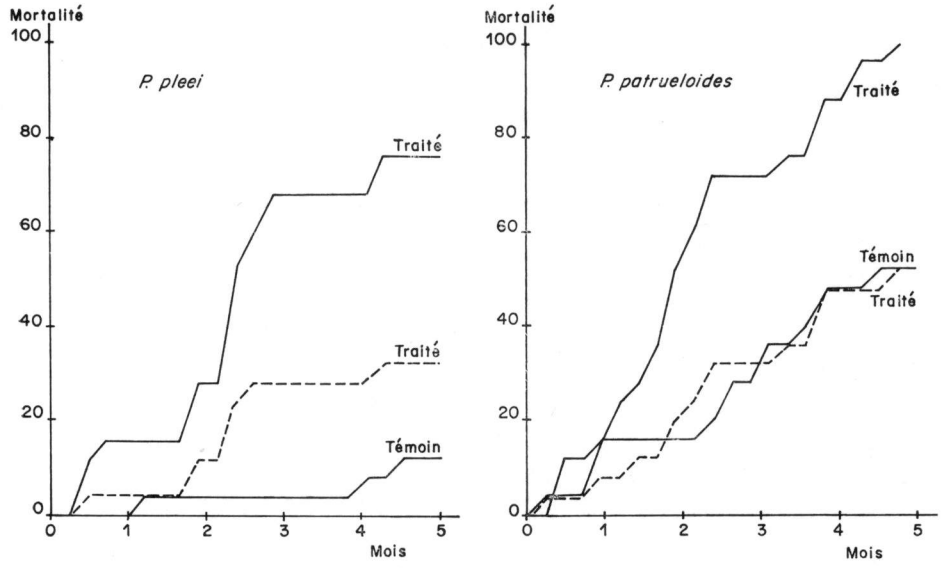



FIG. 1. — *Mortalité totale* (trait plein) *et due à la mycose* (tirets) *des témoins et des lots traités à la dose de* 1 × $10^7$ *spores par gramme de milieu*

de *P. patrueloides* ; elle augmente beaucoup plus vite que celle due à la mycose, particulièrement dans le cas de *P. pleei* et les cadavres envahis par une septicémie ne révèlent pas la présence de spore ni d'hyphe mycelien. Cette mortalité pourrait être due aux toxines émises par *M. anisopliae* que ROBERTS (1966) a mises en évidence.

Aucun cas de mycose n'est observé dans les lots témoins. Parmi les lots traités, des cas ont été enregistrés sur nymphe et sur adulte.

b) *Virulence des différentes souches.*

*Action sur les larves de* P. pleei.

La comparaison des pourcentages de mortalité due aux différentes souches de *M. anisopliae* (fig. 2) fait ressortir la nette prépondérance de la souche isolée de ce même insecte. Son action se situe principalement entre le 2e et le 3e mois. Les autres souches de type minor provoquèrent quelques cas de mortalité, alors qu'un seul cas a été enregistré avec une souche de type major. Ces courbes montrent la grande résistance de cette espèce à l'infection par *Metarrhizium* ; sa sensibilité se limite pratiquement à une seule souche.

*Action sur les larves de* P. patrueloides (fig. 2).

La souche isolée de cet insecte est la plus virulente après 4 mois, mais son action ne diffère pas de celle de la souche isolée de *P. pleei*, et est supérieure à celle de la souche *Leptinotarsa* à partir du 4e mois. Le pouvoir pathogène diminue ensuite

respectivement pour les souches *Cetonia, Melolontha* et *Oryctes* et est nulle pour la souche *Macraspis*.

Les souches à spores courtes de type minor ont une action bien supérieure à celle de type major également sur cette espèce.

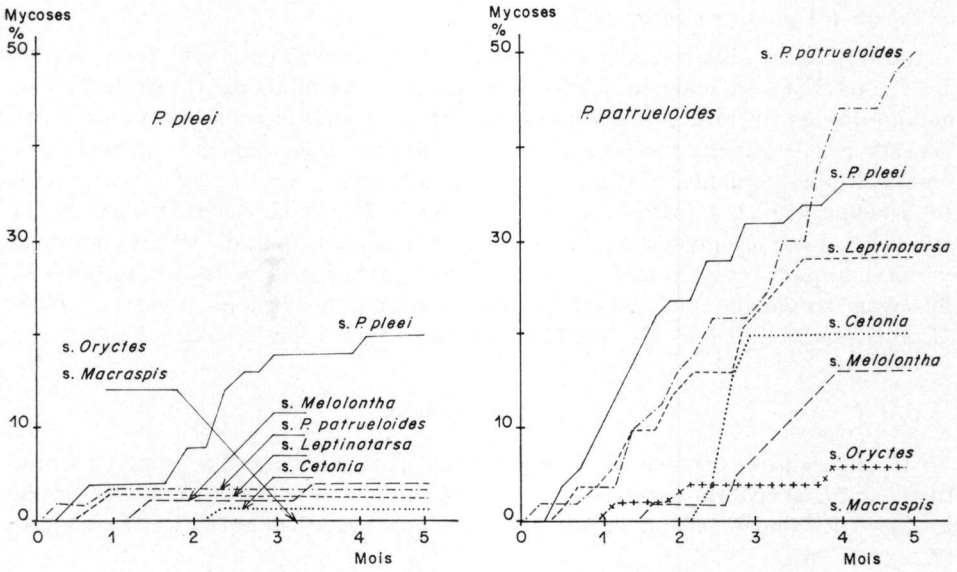



FIG. 2. — *Virulence comparée des différentes souches de* M. anisopliae *à la dose de* $1 \times 10^7$ *spores par gramme de milieu*

c) *Effet de la dose employée.*

Si nous faisons la somme des mycoses obtenues 5 mois après le traitement (tabl. 2), le pourcentage obtenu est particulièrement faible à $10^5$ spores/gramme de tourbe. Pour la dose 100 fois plus élevée la mortalité est multipliée par 3 environ pour *P. patrueloides*, et atteint 50 p. 100 dans le meilleur des cas. *P. pleei* est plus

TABLEAU 2

*Pourcentage de mycose au bout de 5 mois en fonction des doses utilisées*

| Souche | *Phyllophaga pleei* | | *P. patrueloides* | |
|---|---|---|---|---|
| | $10^5$ | $10^7$ | $10^5$ | $10^7$ |
| Témoin | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *P. pleei* | 2 | 20 | 2 | 36 |
| *P. patrueloides* | 0 | 6 | 22 | 50 |
| *M. melolontha* | 0 | 4 | 2 | 8 |
| *L. decemlineata* | 4 | 4 | 8 | 28 |
| *Macraspis tristis* | 0 | 0 | 2 | 0 |
| *Oryctes rhinoceros* | 0 | 0 | 6 | 6 |
| *Cetonia aurata* | 0 | 0 | 4 | 10 |

résistant, en partie, en raison de sa plus grande taille, et le nombre de cas de mycose est faible. Rappelons que FERRON (1967) obtenait 90 p. 100 de mortalité Abbot au bout de 125 jours chez les larves de *M. melolontha* infestées par $10^7$ spores/gramme de milieu.

d) *Effets dus à l'agent infectieux.*

L'activité des blastospores et des conidiospores pour l'ensemble des 7 souches de *M. anisopliae*, est analogue. L'étude statistique des résultats par le test de Pearson indique que les différences ne sont pas significatives, même 5 mois après le traitement. Cependant si nous comparons les résultats obtenus pour chaque espèce avec la souche la plus virulente, la différence est significative pour *P. pleei* à partir de la 10e semaine, et pour *P. patrueloides* dès le 1er mois. *P. pleei* deviendrait plus sensible aux blastospores à l'inverse de *P. patrueloides*, mais ces résultats sont à confirmer.

Remarquons que chez *M. melolontha*, les conidiospores et les blastospores de *Beauveria tenella* ont une action qui se différencie au 77e jour (FERRON, 1967) ; *M. anisopliae* aurait donc des réactions du même type selon la nature des spores.

### 3. — *Conclusions*

Il apparaît que ces deux Melolonthides sont particulièrement résistants à l'infection par *Metarrhizium anisopliae* ; ceci confirme les difficultés qu'ont rencontrées les Porto Ricains dans leurs expériences sur *Phyllophaga portoriensis* et *P. vandinei* (WOLCOTT, 1955).

Les souches isolées des espèces expérimentées, de type minor, sont les plus virulentes, puis viennent les autres souches de type minor. Celles de type major ont une activité plus faible, et aucun cas de mortalité n'a été enregistré avec la souche isolée de *Macraspis tristis* de Guadeloupe.

Les doses à employer doivent être élevées, puisqu'à $10^7$ spores/gramme de milieu les pourcentages de mycoses ont été au maximum de 20 et 50 p. 100 respectivement pour *P. pleei* et *P. patrueloides*.

L'action des blastospores et des conidiospores paraît différente pour les souches les plus virulentes.

## II. — SENSIBILISATION DES LARVES

Dans le but d'améliorer ces résultats, nous nous sommes référés aux travaux soviétiques qui, après avoir mis en évidence l'importance de l'état physiologique de l'hôte dans le développement d'une mycose (LAPPA, 1959-1964), ont tenté de modifier cet état physiologique par addition d'une dose faible d'insecticide (TELENGA, 1964). D'autre part les études de sensibilisation du Hanneton commun à la muscardine blanche (FERRON, HURPIN et ROBERT, 1969) et sur les enchaînements de maladies (HURPIN et ROBERT, 1968, VAGO, 1956) nous ont incités à effectuer avant la contamination par *Metarrhizium* une injection de suspension virale ou bactérienne. *Vagoiavirus melolonthae* (souche *Melolontha*) et *Bacillus popilliae* (souche locale *P. pleei*) ont été les germes retenus pour ces essais.

## 1. — *Insecticide et Mycose*

a) *Sensibilité des larves aux insecticides.*

Nous avons retenu comme insecticides le parathion et le trichloronate, et déterminé en premier lieu la sensibilité des vers blancs en ajoutant diverses doses et en notant la mortalité.

TABLEAU 3

*Mortalité des larves de* P. pleei *et* P. patrueloides *traitées au Parathion*
Lots de 12 larves du 3e stade ; température : 25°C

| | Témoin | Dose de parathion | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 20 | 40 | 60 | 80 | 100 | 200 | 400 |
| *P. pleei :* | | | | | | | | |
| Après 2 mois .... | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 12 |
| Après 4 mois .... | 0 | 1 | 1 | 3 | 2 | 4 | 12 | — |
| *P. patrueloides :* | | | | | | | | |
| Après 2 mois .... | 8 | 4 | 6 | 8 | 6 | 11 | 9 | 12 |
| Après 3 mois .... | 10 | 5 | 8 | 10 | 8 | 11 | 12 | — |

TABLEAU 4

*Mortalité des larves de* P. pleei *et* P. patrueloides *traitées au Trichloronate*
Lots de 12 larves au 3e stade, température 25°C

| | Témoin | Dose de trichloronate | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 40 | 60 | 80 | 100 | 150 | 300 | 600 |
| *P. pleei :* | | | | | | | | |
| Après 2 mois .... | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| Après 4 mois .... | 1 | 1 | 3 | 0 | 1 | 2 | 0 | 2 |
| *P. patrueloides :* | | | | | | | | |
| Après 2 mois .... | 5 | 4 | 4 | 5 | 8 | 6 | 5 | 10 |
| Après 3 mois .... | 7 | 8 | 8 | 9 | 9 | 8 | 11 | 11 |

Les doses sont exprimées en mg de préparation commerciale à 5 p. 100 de matière active pour le parathion et 2,5 p. 100 pour le trichloronate, ajoutées à la tourbe nécessaire pour élever 25 larves en boîtes individuelles.

Ces tableaux indiquent que les larves réagissent bien au parathion alors que *P. pleei* est peu sensible à des doses relativement élevées de trichloronate. La mortalité

dans les lots témoin de *P. patrueloides* est due aux difficultés de maintenir en vie ces larves pendant plusieurs mois ; nous avons arrêté l'essai au bout de 3 mois en raison du nombre important d'adultes formés.

b) *Insecticide et Mycose.*

Nous avons pu définir au moyen des essais précédents les doses faibles d'insecticide, donnant de l'ordre de 30 à 40 p. 100 de mortalité au bout de 4 mois. Ainsi nous avons choisi les doses de 120 mg et 60 mg de parathion pour chaque espèce, et de 200 mg de trichloronate pour *P. pleei* l'insuffisance du nombre de larves de *P. patrueloides* disponibles ayant limité le nombre d'essais.

Les souches de *Metarrhizium anisopliae* utilisées furent celles issues de *P. pleei* pour les larves de *P. pleei* et de *P. patrueloides* pour les larves de cette espèce. Les conidiospores furent produites sur milieu gélosé de Sabouraud et trois doses furent retenues : $5 \times 10^4$, $1 \times 10^6$ et $1 \times 10^7$ spores/gramme de milieu.

Insecticide et spores furent mélangés au moment de la mise en place de l'essai, effectué à la température constante de 24°C. Par des contrôles hebdomadaires, les larves malades ou mortes sont mises en observation, et des frottis sont faits afin d'émettre un diagnostic plus précis.

TABLEAU 5

*Mortalité totale et cas de mycoses à* Metarrhizium anisopliae *des larves de* Phyllophaga pleei
Lots de 25 larves du 3e stade à 24°C

| Traitement | Mortalité à 2 mois | | 3 mois | | 4 mois | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Totale | Mycoses | Totale | Mycoses | Totale | Mycoses |
| Témoin | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 |
| *Metarrhizium* $5 \cdot 10^4$ sp | 1 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 |
| — $1 \cdot 10^6$ | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 |
| — $1 \cdot 10^7$ | 1 | 0 | 0 | 1 | 4 | 0 |
| Parathion 120 mg | 3 | 0 | 3 | 0 | 4 | 0 |
| Trichloronate 200 mg | 2 | 0 | 2 | 0 | 4 | 0 |
| Parathion + *Meta* $5 \cdot 10^4$ | 8 | 0 | 13 | 0 | 16* | 0 |
| — — $1 \cdot 10^6$ | 3 | 0 | 3 | 0 | 4 | 0 |
| — — $1 \cdot 10^7$ | 12 | 0 | 15 | 0 | 16* | 1 |
| Trichlo + *Meta* $5 \cdot 10^4$ | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| — — $1 \cdot 10^6$ | 2 | 0 | 2* | 0 | 2 | 0 |
| — — $1 \cdot 10^7$ | 3 | 0 | 4* | 1 | 4 | 1 |

* Cas de mortalité due à *Bacillus popilliae.*

Les résultats groupés dans le tableau 5 confirment la faible sensibilité de *P. pleei* à *Metarrhizium* puisque aucun cas de mycose n'est signalé après 4 mois. L'addition d'une faible dose de parathion augmente de façon sensible la mortalité générale, avec 1 cas de mycose au bout de 3 mois. L'addition de trichloronate n'augmente guère la mortalité totale et 1 cas de mycose est également noté.

*P. patrueloides* montre une sensibilité plus élevée (tabl. 6) puisque 5 et 11 cas de mycoses sont apparus respectivement dans les lots de 15 larves traitées par ce germe aux doses de $5 \times 10^5$ et $1 \times 10^7$ spores/gramme de tourbe. L'addition d'une faible dose de parathion semble augmenter l'effet toxique accélérant la mortalité du lot ; par contre le développement de la maladie est réduit et le nombre de mycoses inférieur à celui des lots précédents. Les essais réalisés sur cet insecte l'ont été avec des larves du 3e stade déjà âgées, et une augmentation de la température de quelques degrés pendant 2 jours, 1 mois après le traitement semble avoir provoqué rapidement une mortalité notable, et accéléré l'apparition des mycoses.

TABLEAU 6

*Mortalité et cas de mycose à* Metarrhizium anisopliae *des larves de* Phyllophaga patrueloides
Lots de 15 larves du 3e stade à 24°C

| Traitement | Après 1 mois | | 1 mois et demi | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Totale | Mycoses | Totale | Mycoses | Adultes |
| Témoin ..... | 0 | — | 12 | | 3 |
| *Metarrhizium* $5 \cdot 10^7$ .... | 0 | — | 13 | 5 | 2 |
| — $1 \cdot 10^7$ .... | 0 | — | 13 | 11 | 2 |
| Parathion 60 mg ..... | 0 | — | 11 | — | 4 |
| Parathion + *Meta* $5 \cdot 10^5$ | 12 | 4 | 12* | 4 | 3 |
| Parathion + *Meta* $1 \cdot 10^7$ | 0 | — | 13 | 1 | 2 |

* 1 cas de mortalité due à *Bacillus popilliae*.

L'influence éventuelle des insecticides sur la croissance du champignon est à vérifier. En effet elle a été mise en évidence pour *Beauveria tenella* (DELACR.), mais avec des doses élevées de parathion et de trichloronate (FERRON).

Chez les deux espèces, nous avons pu attribuer quelques cas de mortalité à la maladie laiteuse à *Bacillus popilliae*.

### 2. — *Bacillus popilliae et mycose*

L'existence de ce germe dans les cadavres de larves récoltées dans la nature et surtout le développement de cette maladie chez des insectes traités par un autre germe nous ont fait entreprendre une expérimentation en vue de mettre en évidence les interrelations pouvant exister entre 2 germes chez un même hôte. Nous avons utilisé des spores de *B. popilliae* provenant d'une larve malade de *P. pleei* récoltée dans la nature. $10^6$ spores dans $1/10^e$ ml d'eau stérile ont été inoculées, par larve, par ingestion forcée au moyen d'une seringue dont l'extrémité de l'aiguille était rodée afin de ne pas blesser l'insecte. Cette technique et cette dose ont été choisies en se référant aux études réalisées chez *M. melolontha* (HURPIN, 1967).

TABLEAU 7

*Mortalité des larves de* Phyllophaga pleei *traitées au moyen de* B. popilliae *et de* Metarrhizium anisopliae
(larves du 3e stade à 24°C)

| Traitement | Nombre larves | 2 mois | | | | 4 mois | | | | 6 mois | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Total | *B. p.* | *Méta* | *B. p.* + *Méta* | Total | *B. p.* | *Méta* | *B. p.* + *Méta* | Total | *B. pop.* | *Méta* | *B. p.* + *Méta* |
| Témoin ..... | 25 | 0 | | | | 2 | | | | 2 | | | |
| *Metarrhizium* $1 \cdot 10^7$ sp ..... | 25 | 1 | | — | | 4 | | — | | | | | |
| *B. popilliae* ..... | 20 | 0 | | | | 4 | — | — | | 6 | 1 | — | — |
| *B. pop.* + *Méta* $5 \cdot 10^5$ ..... | 20 | 0 | | | | 6 | 4 | 1 | 1 | 7 | 5 | 1 | |
| *B. pop.* + *Méta* $1 \cdot 10^7$ ..... | 20 | 3 | 2 | — | — | 10 | 6 | 3 | 2 | 10 | 6 | 3 | 1 |
| | | | | | | | | | | | | | 2 |

TABLEAU 8

*Mortalité des larves de* P. pleei *traitées au moyen de* Vagoiavirus melolonthae *et de* Metarrhizium anisopliae
(lots de 25 larves du 3e stade à 24°C)

| Traitement | 2 mois | | | | 4 mois | | | | 5 mois | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Total | Virus | *Meta* | Mixte | Total | Virus | *Meta* | Mixte | Total | Virus | *Meta* | Mixte |
| Témoin ..... | 2 | | | | 2 | | | | 2 | | | |
| *Metarrhizium* $1 \cdot 10^7$ sp ..... | 1 | | | | 4 | | | | 4 | | | |
| Virus ..... | 3 | 2 | | | 4 | 2 | | | 12* | 9 | | |
| Virus + *Meta* $5 \cdot 10^4$ ..... | 3 | | | | 8 | 2* | | | 11* | 5 | 1 | |
| Virus + *Meta* $1 \cdot 10^6$ ..... | 4 | 2 | | | 7 | 5 | 1 | 1 | 7 | 5 | 1 | 1 |
| Virus + *Meta* $1 \cdot 10^7$ ..... | 4 | 1 | 3 | 1 | 8* | 3 | 5 | 2 | 12* | 5 | 6 | 2 |

* Cas de mortalité due à *Bacillus popilliae.*

Les conidiospores de *Metarrhizium anisopliae* ont été ajoutés à la tourbe d'élevage 40 jours après le traitement avec *B. popilliae* et 2 doses ont été utilisées.

Il apparaît que la mortalité due à 1 seul germe est faible ; par contre dans les lots contaminés par les 2 germes, la mortalité totale augmente avec la dose de spores, et les cas de maladie laiteuse et de mycose également. La présence de *B. popilliae* stimule et active le développement de la muscardine verte et inversement la présence de l'infection cryptogamique accroît très notablement le nombre de septicémies bactériennes. Les deux maladies peuvent se développer simultanément dans le même hôte avec abondante formation de spores des 2 germes. Les vers blancs tués de cette manière deviennent alors dans le sol des foyers secondaires d'infection à la fois par la bactérie et le champignon.

Ces résultats sont très similaires à ceux obtenus par FERRON, HURPIN et ROBERT (1969) dans leurs expériences de sensibilisation des larves de *M. melolontha* à la mycose à *Beauveria tenella* par une infection préalable à *Bacillus popilliae* souche *melolontha*. Ils mettent en évidence l'importance de l'état physiologique de l'hôte dans les relations pathologiques insecte-micro-organisme, aboutissant ou non au développement d'une ou de plusieurs maladies.

### 3. — *Virus et mycose*

Dans le but de compléter ces observations sur la sensibilisation des larves de *Phyllophaga* à l'agent de la muscardine verte, nous avons essayé une infection préalable du ver blanc par un autre type d'agent infectieux. *Vagoiavirus melolonthae* a été choisi en raison des études déjà effectuées sur ce germe, et des essais d'injection à des larves de *P. pleei* (ROBERT, 1967). En se référant aux travaux chez le Hanneton commun (ROBERT, 1969), 2 gouttes d'hémolymphe de larve malade de *M. melolontha* fournie par la Station de La Minière, ont été diluées dans 10 ml d'eau stérile et 1/10$^{e}$ ml de cette solution a été injecté dans des larves de *P. pleei* préalablement désinfectées à l'alcool 70°. Laissées 24 h sur papier filtre pour que la plaie se cicatrise, ces larves sont remises en élevage en boîte individuelle.

Les traitements à base de conidiospores de *Metarrhizium* ont été effectués 1 mois après cette injection intrahemocelienne, et 3 doses ont été comparées.

L'injection de *Vagoiavirus melolonthae* 1 mois avant le traitement du milieu d'élevage par des spores de *Metarrhizium anisopliae* favorise considérablement la muscardine puisque le nombre de mycoses passe de zéro dans les lots témoins sans virus à six dans le lot virus + *Metarrhizium* à la dose la plus élevée, 5 mois après l'injection virale, c'est-à-dire 4 mois après le traitement cryptogamique. L'inverse ne se vérifie pas car le nombre de larves atteintes de virose est plutôt plus important en l'absence de muscardine.

Les 2 maladies peuvent se développer simultanément, avec présence de fuseaux et conidiospores abondants. Lorsque le cadavre se dessèche, nous assistons à une rapide diminution du nombre de fuseaux, alors que les conidiospores restent viables beaucoup plus longtemps.

Des cas de maladie laiteuse sont apparus dans divers lots de larves ayant subi une injection de suspension virale.

Ces résultats mettent en évidence qu'une injection intrahemocelienne de sus-

pension de *Vagoiavirus* modifie l'état physiologique des larves et les sensibilisent à l'agent de la muscardine verte.

En vue d'expérimenter ce virus dans la nature, nous avons été amené à le multiplier en faisant une injection sur un grand nombre de larves de *P. pleei*. L'étude systématique des cadavres avec examen microscopique de frottis nous a donné de plus amples détails sur les enchaînements de maladies. Le tableau 9 récapitule les diagnostics ainsi réalisés.

TABLEAU 9

*Examen de 765 larves malades ou mortes de* Phyllophaga pleei *issues de la nature et ayant subi une injection de* Vagoiavirus melolonthae

| Délai après l'injection | Cadavres | | Virus | | *Bacillus popilliae* | | *Metarrhizium anisopliae* | | Virus + *B. popilliae* | | Virus + *M. anisopliae* | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Nbre | % | Nbre | % | Nbre | % | Nbre | % | Nbre | % | Nbre | % |
| 1 mois ..... | 29 | 3,8 | 6 | 0,8 | 16 | 2,1 | | | 4 | 0,5 | | |
| 2 mois ..... | 139 | 18,7 | 48 | 6,8 | 38 | 5,1 | 1 | 0,1 | 7 | 0,9 | | |
| 3 mois ..... | 324 | 42,3 | 196 | 25,6 | 53 | 6,9 | 27 | 3,5 | 14 | 1,8 | 6 | 0,8 |
| 4 mois ..... | 765 | 100 | 532 | 68,5 | 73 | 9,5 | 59 | 7,7 | 24 | 3,1 | 29 | 3,8 |

Ce tableau suscite les remarques suivantes :

— Les septicémies à *B. popilliae* apparaissent les premières, dès le premier et le deuxième mois, et forment la majorité des cas de mortalité. Puis ce pourcentage diminue par l'augmentation du taux de viroses et de mycoses. Le premier mois, 4 des 6 cas de viroses étaient également infestés par *Bacillus popilliae*.

— La muscardine verte est plus lente à se développer mais intervient dans 3,5 p. 100 des cas de mortalité après 3 mois, dont 2,7 p. 100 seule, et 7,7 p. 100 le 4e mois, dont près de 4 p. 100 seule.

— Le pourcentage de cas de viroses augmente régulièrement, particulièrement au 3e mois.

— La présence simultanée de la bactériose et de la mycose a pu être observée dans quelques cas.

— Ces larves venant de la nature et étant élevées isolément, les septicémies bactériennes et les mycoses proviennent donc de modifications de l'insecte hôte occasionnées par l'injection du virus.

Or, au cours de nos études de dynamique des populations de ces vers blancs nous n'avions rencontré ces maladies qu'occasionnellement ; l'injection intracelomique d'un virus met en évidence l'abondance relative de la bactériose et de la mycose dans la nature, même si les chiffres obtenus n'ont qu'une valeur approximative. Ne pourrions nous donc imaginer en complément des études habituelles de dynamique de population un test biologique, bien défini afin d'être renouvelable dans des conditions identiques, permettant de modifier l'état physiologique des populations hôtes afin de mesurer l'importance de ces facteurs de régulation potentiels existant à l'état latent ?

Ces données sur l'enchaînement de maladies dans une population d'insectes sont également fondamentales pour l'utilisation de germes en lutte biologique. Dans le cas présent, *Bacillus popilliae* est rapide à se développer et se manifeste en premier, tandis que mycose et virus apparaissent plus tardivement. La présence de virus favorise la pathogénie des autres germes, mais le choc provoqué par l'injection peut avoir des répercussions qui restent à définir.

## III. — CONCLUSIONS

L'addition de doses réduites d'insecticide en même temps que des spores de *Metarrhizium anisopliae* au substrat d'élevage des larves de *Phyllophaga* aboutit à une augmentation de la mortalité, mais non à un meilleur développement de la mycose.

Par contre une ingestion forcée de spores de *Bacillus popilliae* un mois avant un traitement par le cryptogame modifie l'état de l'insecte hôte dans le sens d'une sensibilisation. Les cas de bactérioses et de mycoses sont nettement supérieurs à ceux rencontrés dans les lots témoin avec 1 seul germe. Les 2 maladies peuvent se développer simultanément chez le même insecte.

Une injection intrahemocelienne de la virose à fuseaux, *Vagoiavirus melolonthae*, 40 jours avant l'adjonction de spores de *Metarrhizium* favorise également la mycose de façon importante.

Une telle injection faite à des larves issues de la nature entraîne en plus de la multiplication du virus, la manifestation de bactérioses à *B. popilliae* et de mycoses à *M. anisopliae* dans des proportions notables. Le fait que dans la nature ces maladies ne soient que très rarement apparentes met en évidence l'importance d'une modification de l'état physiologique de l'hôte quant à leur développement. Une meilleure connaissance de ces phénomènes permettra d'accroître les chances de succès dans la lutte microbiologique contre les vers blancs.

*Reçu pour publication en mai 1973.*

## SUMMARY

INCREASE OF SUSCEPTIBILITY OF *PHYLLOPHAGA PLEEI* BL. AND *P. PATRUELOIDES* PA. (*COLEOPTERA* : *SCARABAEIDAE*) LARVAE TO THE *METARRHIZIUM ANISOPLIAE* SOROKIN MYCOSIS BY MEANS OF LOW DOSES OF INSECTICIDE OR ANOTHER INFECTIOUS AGENT

Before undertaking biological control experiments in the field against both West-Indian white grubs *Phyllophaga pleei* BL. and *P. patrueloides* PA. we have investigated their susceptibility to the green muscardin in the laboratorium by applying to young larvae in the third stadium two doses of conidiospores and of blastospores from seven *Metarrhizium anisopliae* strains (4 of the minor type, 3 of the major type). These insects proved to be very resistant to the fungus, in spite of its toxic effect. The most virulent strains are those isolated from the considered insect,

the strains of the major type being ineffective. High doses are required, since the best result : 20 and 50 p. 100 of mycosis respectively in *P. pleei* and *P. patrueloides*, is achieved by $10^7$ spores per gram of the peat used for rearing.

Both reduced doses of insecticide and fungus spores added to the rearing substratum result in an increased mortality, but actually not to a better development of the mycosis. By forced ingestion of *Bacillus popilliae* one month before the cryptogamic treatment, the insect becomes susceptible to this disease. The same is true with an intrahemocoelic injection of *Vagoiavirus melolonthae* 40 days before mixing the spores of *Metarrhizium* to the substratum. Such an injection made to larvae in the field results in the development of a *B. popilliae* bacteriosis and of *M. anisopliae* mycosis, and several germs may multiply simultaneously in the host body.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ADAMEK L., 1964. Submerse cultivation of the Fungus *Metarrhizium anisopliae* (METSCH). *Folia microb.* **10** (4) : 255-257.

DIOMANDE T., 1968. Contribution à l'étude du développement de la muscardine verte à *Metarrhizium anisopliae* (METSCH) SOROKIN des larves *d'Oryctes monoceros* OL. *Bull. IFAN.* **23** Sci. A (**4**) : 1381-1405.

FERRON P., 1967. Études au laboratoire des conditions écologiques favorisant la mycose à *Beauveria tenella* du vers blanc. *Entomophaga* **12** (3) 257-293.

FERRON P., 1967. Essais préliminaires de lutte contre les larves du hanneton commun *Melolontha melolontha* L. à l'aide de la mycose à *Beauveria tenella* (DELACR.) SIEMASZKO. *Phyt. Phyto.*, **16**, 115-123.

FERRON P., DIOMANDE T., 1967. Sur la spécificité à l'égard des insectes de *Metarrhizium anisopliae* (METSCH) SOROKIN (*Fungi imperfecti*) en fonction de l'origine des souches de ce champignon. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **268**, 331-332.

FERRON P., HURPIN B., ROBERT P. M., 1969. Sensibilisation des larves de *Melolontha melolontha* L. à la mycose à *Beauveria tenella* par une infection préalable à *Bacillus popilliae*. *Entomophaga*, **14** (4) : 429-437.

FERRON P., 1970. Orientation des recherches effectuées en U. R. S. S. sur les champignons entomopathogènes. *Ann. Zool. Écol. Anim. hors série*, **3**, 117-134.

GRUNER L., 1969. Le Hanneton antillais *Phyllophaga pleei* BL. et ses dégats en zone bananière de la Guadeloupe (Coléoptère : *Scarabaeidae*). *Proc. cong. Car. Food crops Soc.*, **7**, 148-155.

HURPIN B., 1964. Élevage des vers blancs ou larves de *Melolontha melolontha* L. *Rev. Path. veg. Agr. Fr.*, **43** (3) : 153-177.

HURPIN B., 1966. Résultats et perspective de la lutte biologique contre les Oryctes. *Oleagineux* **21** (2) : 77-82.

HURPIN B., 1967. Recherches épizootiologiques sur la maladie laiteuse à *Bacillus popilliae* « *melolontha* » *Ann. Epiphyties*, **18** (2) : 127-173.

HURPIN B., ROBERT P., 1968. Experiments on simultaneous infections of the common Cockchafer *Melolontha melolontha*. *Jour. Inver. Path.*, **11** (2) : 203-213.

KRASSILSTCHIK J., 1888. La production industrielle des parasites végétaux pour la destruction des insectes nuisibles. *Bull. Sci. France Belgique*, **19** : 461-472.

LAPPA N. V., 1959. Influence du champignon *Beauveria bassiana* sur la pathogenèse des chenilles de *Malacosoma neustria* en présence d'un état latent d'infection. *Inst. Zacht. Rost.*, **8**. 234-240.

LAPPA N. V., 1964. Pathologie de l'hemolymphe lors de l'infection du cul doré et de certains autres lépidoptères et son utilisation pour le bien fondé de la prognose de la reproduction et pour la méthode de lutte biologique. *Autoref. Diss. na soisk. acen. Step. Kand. Biol. nauk.* Kiev. 19 p.

LATCH G. C. M., 1965. *Metarrhizium anisopliae* (METSCH) Sorokin strains in New Zealand and their possible use for controlling pasture inhabiting insects. *N. Z. J. Agric. Res.* **8** : 384-396.

NIRULA K. K., 1957. Observations on the green muscardine fungus in populations of *Oryctes rhinoceros* L. *J. econ. Ent.*, **50** : 767-770.

ROBERTS D. W., 1966. Toxins from the entomogenous fungus *Metarrhizium anisopliae* II. — Symptoms and detection on moribond hosts. *J. Inv. Path.* **8** : 222-227.

ROBERT P. H., 1967. *Observations écologiques sur une virose cytoplasmique des larves du Hanneton commun* (Melolontha melolontha L. *Col. Scarabaeidae*). Thèse CNAM 80 p. dactylographiées.

ROBERT P. H., 1969. Étude en laboratoire de l'influence du stade larvaire, de la quantité de virus et de la température sur la virose à *Vagoiavirus* de *Melolontha melolontha* L. *Ann. Zool. Écol. Anim.* **1** (3) : 289-307.

TELENGA N. A., 1964. Le problème de l'utilisation des microorganismes entomopathogènes en combinaison avec les insecticides — Coll. Int. Path. Lutte Microb. Paris 1952. *Entomophaga* Hors série (2) 531-544.

VAGO C., 1956. L'enchaînement des maladies des insectes. *Éd. Spec. comm. séricicole int.* 1-156.

VAGO C., 1956. Predisposition and interrelations in insect disease. In « *Insect Pathology-an advanced Treatise* » (E. A. STEINHAUS ed). *Acad. Press. New York*, 339-379.

VEEN K. M., 1968. *Recherches sur la maladie due à* Metarrhizium anisopliae *chez le criquet pèlerin.* Thèse Univ. Agron. Wageningen 68-5 : 77 p.

WOLCOTT G. N., 1955. Expériences with entomogenous fungi in Puerto Rico. *Agric. Exp. Sta. Univ. PR. Bull.*, **130**.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3), 351-360.

# TOXICITÉ COMPARÉE DE LA THIOURÉE ET DE L'HEMPA SUR *MUSCA DOMESTICA* L. AUX DIVERS STADES DE DÉVELOPPEMENT. ACTION STÉRILISANTE DE L'HEMPA SUR L'INSECTE ADULTE

S. LE BRAS [1]

*Laboratoire de Zoologie,*
*Institut national agronomique, I. N. R. A.,*
*16 rue Claude Bernard,*
*75231 Paris Cedex 05*

## RÉSUMÉ

La thiourée et l'hempa provoquent 100 p. 100 de mortalité chez la mouche domestique quand ils sont incorporés au milieu d'élevage des larves, aux doses respectives de 0,005 p. 100 et 0,06 p. 100. L'hempa à la concentration de 1 p. 100 n'est pas toxique pour l'adulte, dans le milieu alimentaire. Par contre, il provoque 96 p. 100 de stérilité dans les couples dont les deux sexes ou seulement les mâles sont « traités » et 24 p. 100 dans ceux où les femelles ont été nourries avec du lait et le stérilisant. L'hempa agit différemment dans les deux sexes : chez les femelles il diminue la fécondité (de 65 p. 100) ; dans les croisements où seuls les mâles sont traités, il inhibe presque totalement la fertilisation des œufs et le pourcentage de nymphose (respectivement de 99 p. 100 et 98 p. 100).

## INTRODUCTION

Parmi les produits chimiques testés dans le but de stériliser les insectes, l'hempa (hexamethyl-phosphoro-triamide) a retenu l'attention de certains auteurs dont les premiers ont été S. C. Chang, P. H. Terry et A. B. Borkovec en 1964. Bien que moins efficace que d'autres chimiostérilisants [2] sa faible toxicité pour les Mammi-

[1] Attachée de recherches C. N. R. S.
[2] Le tepa est 30 fois plus efficace que l'hempa.

fères d'une part (1), son quotient de sécurité élevé d'autre part (2), le font placer parmi les stérilisants chimiques les plus prometteurs.

Nous avons étudié sa toxicité sur les œufs, les larves et les adultes de *Musca domestica* L. parallèlement à celle de la thiourée ainsi que son action stérilisante dans le traitement des insectes adultes, par la voie digestive.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Pour tester l'action toxique de ces chimiostérilisants sur les œufs et les larves, on incorpore au milieu d'élevage avant sa solidification, et dans la proportion de 5 ml pour 250 ml de milieu, une solution acétonique de thiourée ou d'hempa. Les concentrations définitives dans le milieu ont été 0,002 p. 100, 0,005 p. 100, 0,010 p. 100 et 0,020 p. 100 pour la thiourée et 0,02 p. 100, 0,03 p. 100, 0,04 p. 100 et 0,06 p. 100 pour l'hempa.

Les pourcentages d'éclosion et de nymphose sont évalués suivant la technique déjà signalée dans un précédent article (S. Le Bras, 1973). Pour chaque concentration plusieurs échantillons de 100 œufs sont mis en élevage.

Pour étudier l'action stérilisante de l'hempa sur les imagos, il a été procédé comme dans le cas de la thiourée (S. Le Bras, 1973). L'intoxication des insectes a été réalisée avec du lait contaminé par une solution acétonique d'hempa. Les concentrations dans ce milieu alimentaire ont été : 0,05 p. 100, 0,10 p. 100, 0,25 p. 100, 0,50 p. 100 et 1,00 p. 100.

Les adultes ainsi alimentés dès leur émergence sont ensuite répartis par groupe de 150 individus (75 ♂ et 75 ♀). Les diverses modalités de croisement ont été réalisées : mâles femelles traités, mâles traités × femelles non traitées, mâles non traités × femelles traitées, mâles et femelles témoins.

Les pontes recueillies tous les jours ou tous les deux jours sont comptées, des échantillons de 100 œufs prélevés au hasard sont mis en élevage. Les pourcentages d'éclosion et de nymphose ont été établis.

## RÉSULTATS

### *Toxicité de la thiourée sur les œufs et les larves*

Dans une étude antérieure (S. Le Bras, 1973) nous avons signalé que la thiourée, à la dose de 1 p. 100 dans le milieu alimentaire (lait et sucre), est toxique pour les adultes de *Musca domestica* L. (3). Nous avons alors cherché à préciser cette action sur les autres stades : œufs et larves et à la comparer avec celle de l'hempa.

L'effet toxique sur les œufs est apprécié d'après le nombre d'éclosions à partir de pontes recueillies en conditions normales et transférées le jour même sur le milieu d'élevage additionné du chimiostérilisant.

A la concentration de 0,02 p. 100 on observe 28 p. 100 d'éclosion mais le développement larvaire est ensuite complètement inhibé. Aux concentrations de 0,10 p. 100 et 0,005 p. 100, les pourcentages d'éclosions sont respectivement de 57 p.100 et 47 p. 100 ce qui ne diffère pas statistiquement de celui observé chez le témoin (69 p. 100) cependant, à nouveau le développement larvaire est empêché. A la dose de 0,002 p. 100 le taux d'éclosion peut encore être considéré comme normal (52 p. 100, soit 75 p. 100 de celui du témoin) alors que le pourcentage de nymphose reste bas, 5 p. 100 (soit

(1) La dose létale 50 p. 100 pour le Rat est supérieure à 2 500 mg/kg, alors que la $DL_{50}$ du tepa est 37 mg/kg pour le rat et celle de l'apholate 98 mg/kg.

(2) Le quotient de sécurité (dose léthale 50 p. 100/dose stérilisante 50 p. 100) est égal à 20.

(3) Le pourcentage de mortalité observé après 40 h de traitement était de 29 p. 100 pour les mâles, 17 p. 100 pour les femelles.

9 p. 100 par rapport au témoin), cet abaissement étant très significatif. Les individus qui ont atteint ce stade subissent ensuite la mue imaginale dans la proportion de 41 p. 100, mais étant donné le faible nombre de pupes obtenues dans chaque lot expérimental (6-4-6-5-11-0) on ne peut accorder à ces derniers résultats qu'une valeur toute relative.

*Toxicité de l'hempa sur les œufs et les larves*

L'hempa se montre beaucoup moins toxique que la thiourée. Le pourcentage d'éclosion des œufs n'est pas modifié de façon significative aux doses de 0,02 p. 100 et 0,03 p. 100. A des concentrations supérieures (0,04 p. 100 et 0,06 p. 100) il est réduit respectivement de 33 p. 100 et 28 p. 100. Celui des nymphoses décroît de 21 p. 100, 53 p. 100, 51 p. 100 et 72 p. 100 avec la dose croissante de l'hempa. Ces réductions du taux d'éclosion et du taux de nymphose étant significatives par rapport au témoin, aux doses de 0,04 et 0,06 p. 100. Le pourcentage d'émergence des imagos est encore plus modifié. A la concentration de 0,06 p. 100 il est nul, aux trois autres concentrations étudiées, 0,02 p. 100, 0,03 p. 100 et 0,04 p. 100, il décroît de 27 p. 100, 73 p. 100 et 90 p. 100 par rapport au témoin et dans tous les cas il est statistiquement différent de ce dernier.

L'ensemble des données relatives à la toxicité de la thiourée et de l'hempa sur les œufs et les larves peut se résumer dans le tableau suivant (tabl. 1) dans lequel la toxicité plus grande de la thiourée devient plus évidente encore.

TABLEAU I

*Pourcentages de mouches survivantes, aux différents stades d'évolution, après le traitement des larves avec la thiourée et l'hempa*

| Concentration (%) | Éclosion | | Nymphose | | Émergence | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | observée (%) | par rapport témoin (%) | calculée pour 100 œufs | par rapport témoin (%) | calculée pour 100 nymphes | par rapport témoin (%) |
| Thiourée | | | | | | |
| Témoin | 69 ± 8 | 100 | 53 ± 16 | 100 | 92 ± 6 | 100 |
| 0,002 | 52 ± 6 | 75 | 5 ± 3 | 9 | 41 ± 30 | 44 |
| 0,005 | 47 ± 16 | 68 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0,010 | 57 ± 4 | 82 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 0,020 | 28 ± 4 | 40 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Hempa | | | | | | |
| Témoin | 74 ± 6 | 100 | 57 ± 10 | 100 | 86 ± 9 | 100 |
| 0,02 | 65 ± 16 | 88 | 45 ± 18 | 79 | 63 ± 10 | 73 |
| 0,03 | 59 ± 14 | 80 | 27 ± 16 | 47 | 23 ± 10 | 27 |
| 0,04 | 50 ± 8 | 67 | 28 ± 11 | 49 | 9 ± 7 | 10 |
| 0,06 | 53 ± 1 | 71 | 16 ± 3 | 28 | 0 | 0 |

Avec ce dernier produit, on observe 100 p. 100 de mortalité à partir d'une dose de 0,005 p. 100, alors qu'avec l'hempa, il faut une concentration de 0,06 p. 100, soit 12 fois supérieure à celle de la thiourée.

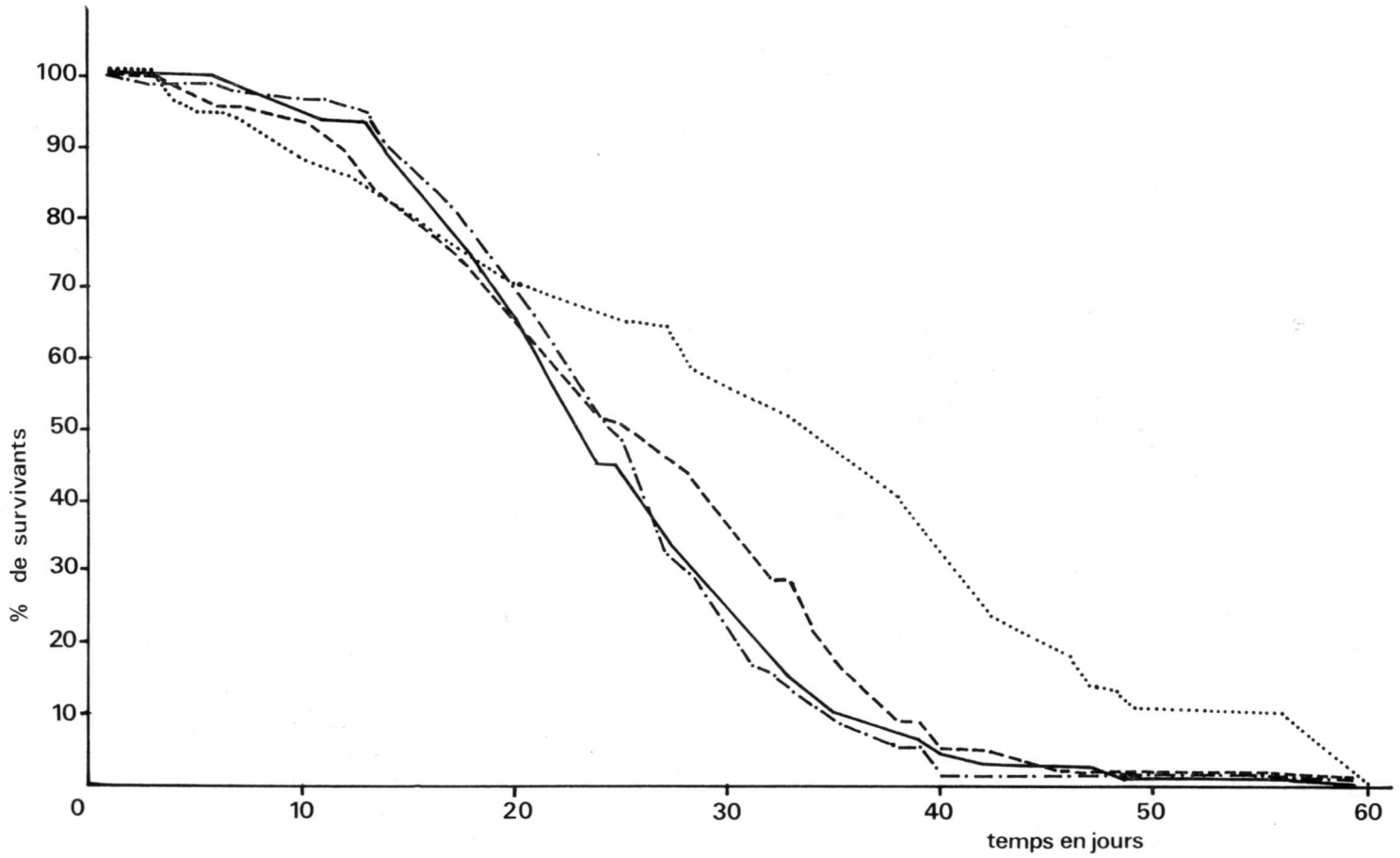



FIG. 1. — *Courbes de survie des mâles et des femelles de* Musca domestica L. *témoins et « traitées » avec de l'hempa* (1 p. 100) *dans le milieu alimentaire*

*Toxicité de l'hempa sur l'adulte*

L'hempa incorporé à l'alimentation des adultes n'est pas toxique à la dose de 1 p. 100. Nous n'avons noté aucune mortalité à la fin d'une exposition de 64 h avec le lait contaminé. Les courbes de survie (fig. 1) pour le sexe mâle sont identiques chez les individus traités et témoins ; pour les femelles, il apparait cependant une légère différence, la mortalité des femelles traitées s'accentuant plus brutalement que celle des témoins, à partir du 20e jour.

*Action stérilisante de l'hempa*

Différentes concentrations (0,05 p. 100, 0,10 p. 100, 0,25 p. 100, 0,50 p. 100 et 1,00 p. 100) ont été testées par un traitement de courte durée (24 h). Les mâles et les femelles ont été « traités » simultanément. L'expérimentation a été suivie durant les 25 premiers jours de la vie adulte.

Les variations des moyennes de ponte observées en fonction de la dose d'Hempa, ne sont pas statistiquement différentes. Par contre le pourcentage de nymphose subit une réduction significative de 11 p. 100 à 60 p. 100 en relation avec la dose croissante d'Hempa, tandis que celui de l'émergence des imagos varie peu.

TABLEAU 2

*Ponte moyenne journalière par femelle. Pourcentages de nymphose et d'émergence en fonction de la dose d'hempa dans le milieu alimentaire*

(action pendant 24 h)

| Concentration d'hempa (%) | Ponte moyenne journalière par ♀ | Nymphose calculée pour 100 œufs | Nymphose par rapport au témoin (%) | Émergence calculée pour 100 nymphes |
|---|---|---|---|---|
| Témoin ..... | 23 | 63 | 100 | 94 |
| 0,05 ..... | 26 | 56 | 89 | 93 |
| 0,10 ..... | 36 | 54 | 86 | 88 |
| 0,25 ..... | 25 | 44 | 70 | 90 |
| 0,50 ..... | 16 | 43 | 69 | 84 |
| 1,00 ..... | 23 | 25 | 40 | 81 |

Pour préciser le mode d'action de l'hempa, nous avons envisagé les diverses modalités de croisement citées plus haut. La dose de 1 p. 100 qui a provoqué une diminution de 60 p. 100 du taux de nymphose, lors de l'expérience précédente, a été choisie. Nous avons prolongé la durée du traitement pendant 64 h dans le but d'étudier les modifications de la fécondité.

Nous avons alors constaté que l'efficacité de l'hempa varie en fonction de la durée du traitement et suivant les divers types de croisement.

Nous avons noté lors d'un traitement de 64 h une diminution de la fécondité de 65 p. 100 par rapport à celle du témoin, dans les croisements où les deux sexes ont

absorbé du lait et de l'hempa (tabl. 3). alors que pour une durée de contamination de 24 h seulement, aucune variation significative de la moyenne de ponte n'avait été enregistrée (tabl. 2). Le pourcentage de nymphose atteignait, dans ce dernier cas 40 p. 100, il chute à 3 p. 100 quand le traitement dure 64 h.

TABLEAU 3

*Ponte moyenne journalière par femelle. Pourcentages d'éclosion, de nymphose et d'émergence en fonction des divers types de croisements*

(64 h de traitement)

| Diverses modalités de croisement (1) | Ponte | | Éclosion (%) | Nymphose calculée à partir de 100 œufs | | Émergence calculée pour 100 nymphes |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | moyenne | moy./témoin | | (%) | par rapport témoin (%) | |
| ♂ t × ♀ t | 40 (2) | 100 | 47 | 60 | 100 | 93 |
| ♂ t × ♀ H | 14 | 35 | 49 | 51 | 85 | 93 |
| ♂ H × ♀ t | 36 | 90 | 0,67 | 1 | 2 | 90 |
| ♂ H × ♀ H | 14 | 35 | 0 | 2 | 3 | 94 |

(1) Les signes ♂ t et ♀ t indiquent les mâles et les femelles témoins, ♂ H et ♀ H les mâles et les femelles traités.

(2) La différence de la moyenne de ponte chez le témoin dans cette expérience et dans l'expérience précédente est due vraisemblablement aux conditions d'élevage (température, humidité, photopériode). La première a eu lieu en mars, la seconde en juin.

D'après les diverses modalités de croisement, il apparaît une diminution très importante (65 p. 100) de la fécondité dans tous les croisements où les femelles ont absorbé le chimiostérilisant. Quand seuls les mâles ont été intoxiqués, la fertilité des œufs, de même que le pourcentage de nymphose sont fortement réduits, respectivement 0,67 et 1 p. 100. Si les femelles seules ont été nourries avec du lait et de l'hempa, le pourcentage d'éclosion reste inchangé par rapport au témoin, et celui de la nymphose chute seulement de 15 p. 100.

Lorsque les deux sexes ont consommé du lait plus de l'hempa, l'effet stérilisant de ce dernier sur les mâles et sur les femelles s'ajoute et l'on constate une diminution de la fécondité, de la fertilité et du pourcentage de nymphose respectivement de 65 p. 100, 100 p. 100, 97 p. 100. Seul le taux d'émergence des adultes n'est pas modifié, ce dans tous les types de croisement.

Il apparaît donc que l'hempa agit différemment sur les mâles et les femelles. Chez les mâles, l'action se traduit essentiellement par la diminution de la fertilité des œufs et du pourcentage de nymphose. Au contraire chez la femelle on observe une réduction de la fécondité, la fertilité des œufs et le pourcentage de nymphose étant peu modifiés dans ce dernier cas.

En définitive, si l'on considère, dans les conditions expérimentales citées ci-dessus, l'effectif de la population à la première génération, après le traitement des

TABLEAU 4

*Pourcentages des mouches survivantes en $F_1$ après intoxication des parents avec de l'hempa*

| Diverses modalités de croisement | Nbre d'œufs mis en élevage | Nombre de nymphes obtenues | Nymphose (%) | Nymphose/ témoin (%) | Nombre d'adultes obtenus | Émergence calculée pour 100 œufs | Émergence/ témoin (%) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ♂ t × ♀ t | 3 596 | 2 145 | 60 | 100 | 1 967 | 55 | 100 |
| ♂ t × ♀ H | 941 | 426 | 45 | 75 | 396 | 42 | 76 |
| ♂ H × ♀ t | 4 500 | 47 | 1 | 2 | 43 | 2 | 4 |
| ♂ H × ♀ H | 614 | 16 | 2 | 3 | 13 | 2 | 4 |

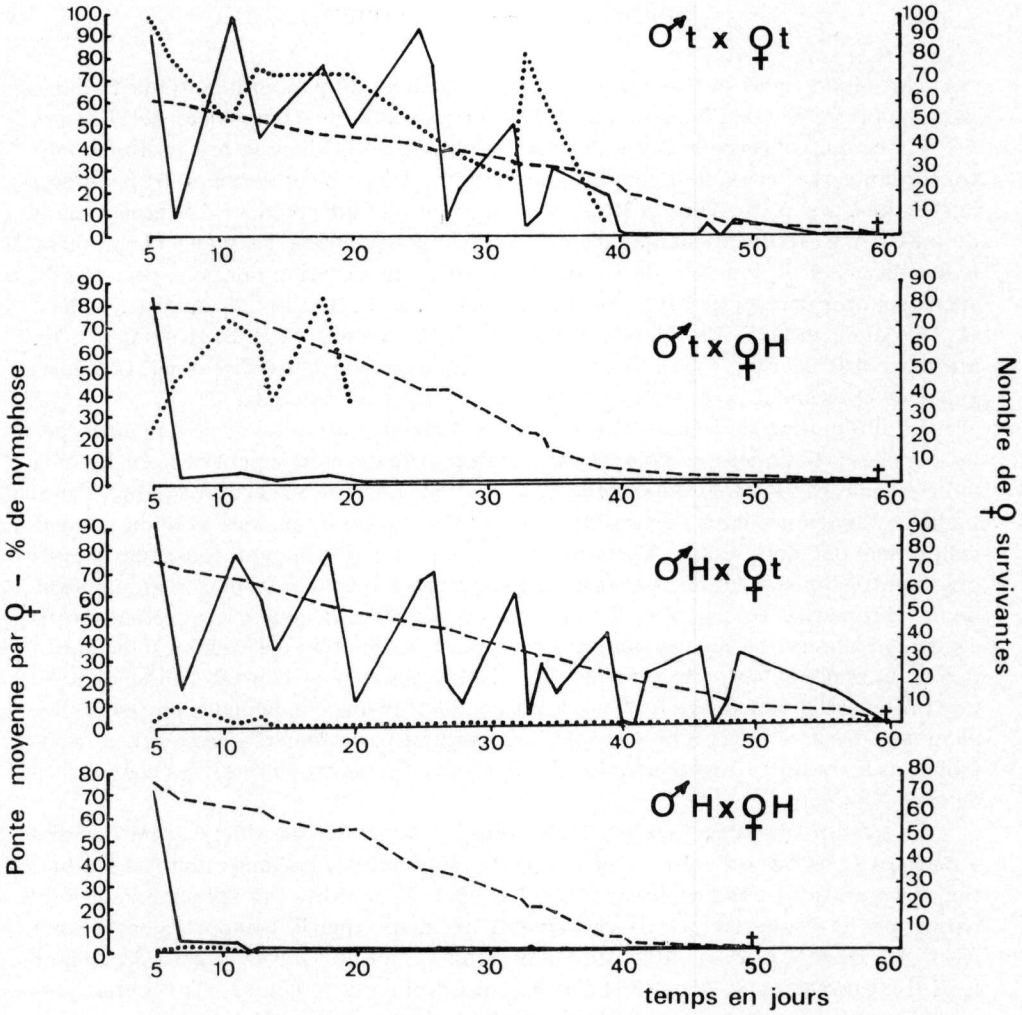



FIG. 2. — *Fluctuations journalières des moyennes de ponte par femelle et variation du pourcentage de nymphose*

——— moyennes de ponte
····· pourcentages de nymphose
- - - - - - - nombre de femelles survivantes

adultes, on constate une diminution de 24 p. 100 dans le cas où les femelles ont été « traitées » et de 96 p. 100 quand seuls les mâles ont absorbé le stérilisant (tabl. 4) bien que la production d'œufs ait été 8 fois supérieure dans ce dernier cas.

Nous avons également constaté des modifications dans le cycle de ponte chez les femelles ayant absorbé de l'hempa, pour lesquelles il ne se produit qu'une seule ponte importante au début (fig. 2). Les autres pontes sont peu importantes voire inexistantes, alors que dans les croisements témoins et ceux où seuls les mâles ont été nourris avec du lait et de l'hempa, le dépôt d'œufs est régulièrement espacé en relation avec l'évolution cyclique de la vitellogenèse.

## DISCUSSION — CONCLUSION

Nos études nous ont permis de constater la toxicité plus grande de la thiourée par rapport à celle de l'hempa, aux différents stades du développement de l'insecte.

En ce qui concerne le degré de stérilité obtenu avec l'hempa nos résultats sont concordants avec ceux de la majorité des auteurs. D'après ces derniers, pour obtenir la stérilité à 100 p. 100 chez la Mouche domestique, il faut une dose d'hempa variant de 0,25 à 1 p. 100, suivant que les deux sexes ou seulement les mâles ont absorbé le stérilisant et en fonction de l'aliment support (alimentation normale, granulés de sucre, solution sucrée) (S. C. Chang, P. H. Terry et A. B. Borkovec, 1964 ; R., L. Fye H. K. Gouck et G. C. La Brecque, 1965 ; G. C. La Brecque, P. B. Morgan, D. W. Meifert et R. L. Fye, 1966). Nous avons obtenu 96 p. 100 de stérilité dans ces mêmes types de croisement, avec du lait additionné de 1 p. 100 d'hempa.

La diminution de fécondité de même que la modification du cycle de ponte chez les femelles intoxiquées, s'explique par l'inhibition du développement ovarien. Celui-ci a été signalé par P. B. Morgan (1967). Cet auteur observe un certain nombre d'anomalies cytologiques dans l'ovaire de mouches domestiques nourries avec un aliment contaminé par de l'hempa. Certains ovarioles sont parfaitement constitués tandis que d'autres présentent des signes de dégénérescence (vacuolisation et regroupement de la chromatine en paquets) de l'oocyte et des cellules nourricières. Nous avons également observé en microscopie électronique la destruction des cellules folliculaires (travaux non publiés). Par ailleurs, P. B. Morgan (1967) constate aussi qu'avec un traitement prolongé (72 h) il y a arrêt complet du développement, en particulier au niveau des 2e et 3e chambres à œufs. Cela explique parfaitement que nous ne retrouvions pas les pontes correspondantes au 2e et 3e cycle gonotrophique dans nos courbes de cycle de ponte.

La stérilité observée chez les mâles « traités » ne semble pas due, d'après certains auteurs, à l'absence du pouvoir fertilisant des spermatozoïdes, mais plutôt à l'induction de mutations léthales dominantes. En effet, la motilité des spermatozoïdes ne parait pas être affectée par le traitement, de même que le comportement sexuel (G. C. La Brecque, P. B. Morgan, D. W. Meifert et R. L. Fye, 1966). Cependant L. E. La Chance et R. A. Leopold (1969) observent que le nombre d'ovocytes recevant un seul spermatozoïde ou aucun est plus grand que dans le témoin.

Par ailleurs R. E. Cline (1968) a signalé que les chimiostérilisants détruisaient essentiellement les premiers stades de la spermatogenèse et que les testicules d'indi-

vidus « traités » contenaient un grand nombre de spermatozoïdes mûrs et mobiles.

Ainsi l'hempa présente deux types d'action, destruction des cellules germinales mâles et femelles d'une part, induction de mutations léthales d'autre part. Celles-ci seraient dues chez le moustique (*Aedes aegypti*) à l'inhibition de la synthèse du DNA au niveau des gonades et plus précisément chez le mâle (B. V. R. MADHUKAR, M. K. K. PILLAI, H. C. AGARWAL et V. C. SHAH, 1970).

Il semblerait d'après nos observations que le premier type d'action soit plus prononcé chez la femelle tandis que les mâles paraissent plus sensibles aux transformations génétiques. On sait en effet que chez le mâle, la maturation des cellules sexuelles est très précoce et qu'à l'émergence les testicules contiennent essentiellement des spermatides et des spermatozoïdes. Alors que chez la femelle l'évolution cyclique des gonades se produit tout au long de la vie adulte. Or avec notre mode de traitement, il y a plus de possibilités de détruire les premiers stades des cellules germinales chez les femelles que chez les mâles.

Nous n'avons pas constaté de récupération de la fertilité comme cela a été signalé dans certains cas (G. C. LA BRECQUE, P. B. MORGAN, D. W. MEIFERT et R. L. FYE, 1966).

*Reçu pour publication en mars 1973.*

## SUMMARY


### COMPARATIVE TOXICITY OF THIOUREA AND HEMPA TOWARDS THE VARIOUS DEVELOPMENT STAGES OF *MUSCA DOMESTICA* STERILIZING EFFECT OF HEMPA ON THE ADULT INSECT

Thiourea is toxic for the eggs and larvae of *Musca domestica* L. when mixed with the breeding diet. The percentage of eggs hatching is about 47 p. 100, 57 p. 100, and 28 p. 100 with doses of 0.002 p. 100, 0.005 p. 100 and 0.02 p. 100 and the larval development is inhibited. With a 0.010 p. 100 concentration the percentage of hatching is considered as normal (75 p. 100 compared with the control) while the percentage of pupation is low (9 p. 100 compared with the control). The resulting pupae undergo the imaginal moulting.

Hempa is less toxic. The percentage of hatching is not modified with doses of 0.02 p. 100 and 0.03 p. 100, the percentage of pupation is reduced by 21 p. 100 and 53 p. 100. The emergence percentage is reduced by 27 p. 100.

Thus thiourea appears to be clearly more toxic than hempa. With this first product, a 100 p. 100 mortality is observed beginning with a dose of 0.005 p. 100, while with Hempa a concentration 12 times larger is required.

Hempa mixed with milk, the adult food, is not toxic at a 1 p. 100 dose.

The sterilizing effect of hempa appears in a different way for both sexes when incorporated with the imago food. For the males, the sterilizing product reduces the eggs fertility by 99 p. 100 and the pupation percentage by 98 p. 100. For the females the fecundity is reduced by 64 p. 100 while the hatching and pupation rate is little altered. The « treated » females lay only one egg-batch corresponding to the first cycle, gonotrophic, the others being inhibited.


## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


CHANG S. C., TERRY P. H., BORKOVEC A. B., 1964. Insect Chemosterilants with low Toxicity for Mammals. *Science*, **144** (3614), 57-58.

CLINE R. E., 1968. Evaluation of Chemosterilant Damage to the Testes of the Housefly *Musca domestica* by Microscopic observation and by Measurement of the uptake of $^{14}$-C compounds. *J. Insect. Physiol.*, **14**, 945-953.

FYE R. L., GOUCK H. .K, LA BRECQUE G. C., 1965. Compounds Causing Sterility in Adult House flies. *J. Econ. Entomol.*, **58** (3), 446-448.

LA BRECQUE G. C., MORGAN P. B., MEIFERT D. W., FYR R. L., 1966. Effectiveness of Hempa as a Housefly Chemosterilant. *J. Med. Ent.*, **3** (1), 40-43.

LA CHANCE L.E., DEGRUGILLIER M., LEVERICH A. P., 1969. Comparative effects of chemosterilants on spermatogenic stages in the House Fly. I. Induction of dominant lethal mutations in mature sperm and gonial cell death. *Mutation Res.*, **7**, 63-74.

LA CHANCE L. E., LEOPOLD R. A., 1969. Cytogenetic effect of chemosterilant in house fly sperm: Incidence of Polyspermy and expression of dominant lethal mutations in early cleavage divisions. *Can. J. Genet. Cytol.*, **11** (3), 648-659.

LE BRAS S., 1973. Action d'un chimiostérilisant, la Thiourée, sur *Musca domestica* adulte. *Ent. Exp. Appl.*, 1973, **16** (1) 9-19.

MADHUKAR B. V. R., PILLAI M. K. K., AGARWAL H. C., SHAH V. C., 1970. Incorporation of thymidine into D. N. A. of the gonads in the normal and chemiosterilised yellow fever mosquito. *Ent. exp. appl.*, **13**, 275-278.

MORGAN P. B., 1967. Effects of Hempa on the Ovarian Development of the House Fly, *Musca domestica* (Diptera : Muscidae). *Ann. Entom. Soc. Amer.*, **60** (4), 812-818.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3), 361-364.

# CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE DEUX INSECTES DU LAVANDIN, *HYALESTHES OBSOLETUS* SIGN. ET *CECHENOTETTIX MARTINI* LETH. (HOM. AUCHENORRH.)

J. P. MOREAU et F. LECLANT

avec la collaboration technique de MM. LAURIAUT, RENOUST et WARIN

*Station centrale de Zoologie,*
*Centre national de Recherches agronomiques, I. N. R. A.,*
*78000 Versailles*

*Laboratoire de Recherches de la Chaire*
*d'Écologie animale et de Zoologie,*
*École nationale supérieure agronomique*
*34060 Montpellier Cedex*

## RÉSUMÉ

*Hyalesthes obsoletus* SIGN. (Cixiidé) et *Cechenotettix martini* LETH. (Jassidé) effectuent leur cycle complet sur Lavandin (une génération annuelle). La première espèce vit sur les racines, la deuxième sur les parties aériennes. Si la liaison de leurs pullulations avec le dépérissement du lavandin Abrial est bien établie, le rôle exact des deux cicadelles, en particulier en tant que vecteurs de mycoplasmes, comporte encore des points obscurs.

Depuis une quinzaine d'années, des maladies de type « Stolbur » ont été remarquées sur cultures légumières dans le sud-est de la France (PECAUT *et al.*, 1962).

La découverte du Cixiide *Hyalesthes obsoletus* SIGN. sur les racines de lavandins (*Lavandula hybrida*, variété « Abrial ») atteints de dépérissement et la reconnaissance, dans les lavandineraies, de liserons présentant des symptômes du type « Stolbur » ont conduit, au début de ces travaux, à envisager l'hypothèse selon laquelle il pourrait exister un rapport entre ces différents éléments (LECLANT, 1968 ; COUSIN *et al.*, 1969 ; MARCHOUX *et al.*, 1970). LECLANT et LACOTE (1969) indiquaient par ailleurs que *H. obsoletus* ne pouvait jouer le principal rôle dans l'épidémiologie du Stolbur, le cycle de cet insecte ne coïncidant pas avec les dates d'apparition de la maladie sur Solanées.

Une expérimentation sur le terrain, commencée au printemps 1969, a montré

que des pulvérisations d'oxytétracycline faisaient régresser les symptômes de dépérissement jaune sur Lavandin et que l'épandage d'un insecticide systémique évitait la mort des plantes, ce qui accréditait le rôle vecteur d'insectes piqueurs (MOREAU *et al.*, 1970 ; COUSIN *et al.*, 1972). Toutefois les essais de transmission expérimentale à l'aide de *H. obsoletus* ont échoué jusqu'à présent, bien que des mycoplasmes présentant les mêmes caractéristiques en culture que ceux isolés du Lavandin aient été extraits de ces insectes (GIANNOTTI *et al.*, 1972 *a*).

Enfin, les mycoplasmes du Lavandin se distinguent de ceux responsables d'autres maladies tant par leur apparence (COUSIN *et al.*, 1971 ; LECLANT *et al.*, 1971) que par leur comportement caractéristique en culture (GIANNOTTI *et al.*, 1972 *a* et *b*).

Or un Jasside, *Cechenotettix martini* LETH., vit lui aussi sur les Lavandins ainsi que sur diverses Labiées, et des tests l'utilisant ont fourni des résultats positifs.

Nous exposerons brièvement le rôle probable de ces deux insectes dans le dépérissement du lavandin.

*Hyalesthes obsoletus* SIGN. — Ce Cixiide a fait l'objet d'études approfondies en Europe centrale et orientale (SUKHOV et VOVK, 1948 ; VALENTA, 1953 ; MUSIL, 1956). En France les œufs pondus par groupes de 20 à 30 [1] et enrobés dans une sorte de glomérule cireux, sont déposés d'août à fin septembre dans les anfractuosités du sol, au contact des racines de Lavandin ; ils n'ont jamais été trouvés jusqu'à maintenant sur Liseron. Ils éclosent au bout de 15 jours à 3 semaines. Les larves se développent en huit à neuf mois en passant par cinq stades. Enfouies profondément en hiver, le plus souvent au deuxième stade, elles remontent progressivement au printemps, en se ménageant des galeries imperméables grâce à un feutrage cireux, de couleur blanche, produit par leurs glandes pygidiales. Les adultes apparaissent à la fin du mois de juin. Comme les larves, ils piquent la plante pour en absorber la sève. Au début, ils restent sous la surface du sol, ou dans les recoins de la souche ou bien sous les écorces, ne sortant que la nuit. Puis leur photophobie diminue (en juillet), et on peut les trouver pendant le jour sur les parties aériennes de la plante et sur les adventices. Leurs déplacements se font surtout de proche en proche, d'un pied à l'autre, mais les vols de dissémination mériteraient d'être étudiés. En effet, les trajets atteignant de très grandes distances semblent possibles, même s'ils sont exceptionnels (1 ♂ capturé à Versailles en juillet 1963 à plus de 500 km de la limite de l'aire de répartition actuellement reconnue) (COUSIN *et al.*, 1964).

Les essais d'élevage au laboratoire sur Lavandins (« Abrial » et « Super ») ont permis de maintenir des larves pendant 2 ou 3 stades consécutifs, ainsi que des $L_3$ jusqu'au stade adulte. Un élevage sur germes de pommes de terre, technique mise au point pour les Cochenilles (GIANNOTTI (comm. pers.)) a été réalisé. Les diverses plantes utilisées lors d'essais de transmission (Lavandin, Tomate, Liseron, *Vinca*...) n'ont montré aucun symptôme caractéristique de type jaunisse.

Dans les conditions naturelles, *H. obsoletus* se rencontre principalement sur les racines d' « Abrials » dépérissants, le plus souvent à partir de la 3e année de plantation. La variété « Super » en héberge moins, et beaucoup plus tardivement.

*Cechenotettix martini* LETH. — Des adultes de cette espèce ont été récoltés dès 1968 à l'occasion de fauchages effectués dans la Drôme, la Vallée de la Durance

[1] MUSIL signale des pontes de 60 œufs en moyenne.

et sur le plateau de Valensole (LECLANT, (non publ.)). De 1968 à 1970 nous avons en outre observé des larves de couleur verte auxquelles nous n'avions pas prêté, alors, une attention particulière. Or en juin 1971, sur des « Abrial » prélevés en avril dans les cultures et ramenés au laboratoire, nous avons constaté l'apparition de ces mêmes larves, peu mobiles, très difficiles à déranger sur la plante. Elles n'avaient pu être obtenues qu'à partir de pontes. Une fois adultes, nous avons pu déterminer ces insectes comme *Cechenotettix* (= *Thamnotettix*) *martini* LETH. et mettre ainsi en évidence l'une de leurs plantes hôtes.

Les œufs de ce Jasside passent l'hiver et n'éclosent qu'à partir du mois de mai. Après 5 stades larvaires, les adultes apparaissent au mois de juillet ou d'août selon les années, à l'époque de la pleine floraison des Lavandins. Lorsqu'ils sont immobiles, ils ont à peu près la forme, la taille et la couleur d'un calice fané de Lavandin. On les trouve encore en automne, et les femelles peuvent survivre jusqu'aux gelées. Les œufs sont pondus sous l'épiderme des tiges.

Nous avons noté leur présence non seulement sur « Abrial » dès la première année de plantation, mais aussi sur « Super », Aspic, Thym...

Des femelles récoltées en automne 1971 et placées sur un plant apparemment sain ont provoqué un jaunissement du végétal. Une vingtaine de larves issues de leurs pontes ont été placées individuellement sur d'autres plantes de la variété « Abrial ». Parmis ces dernières, deux montrèrent après 6 et 8 semaines respectivement, à 23°C, un jaunissement généralisé, accompagné d'une perte de dominance apicale (prolifération des axillaires). Deux autres présentèrent les mêmes symptômes deux mois plus tard. Des boutures prélevées de ces plantes soit se rétablirent, au moins passagèrement, soit moururent en se desséchant.

Ces symptômes sont les mêmes que ceux observés chez les jeunes abrials prélevés aux champs (COUSIN *et al.*, 1972).

## DISCUSSION

Sans pouvoir conclure dès à présent sur le rôle respectif des deux cicadelles dans le dépérissement du Lavandin, on peut considérer néanmoins que *Cechenotettix martini* est l'un des vecteurs du dépérissement jaune et qu'il contaminerait les plants très tôt, la première année incluse, entraînant le jaunissement, le manque de vigueur, le mauvais enracinement. *Hyalesthes obsoletus*, se multipliant à partir de la 3e année conduirait sur « Abrial », soit par spoliation, soit par réinjection de mycoplasmes, aux symptômes graves du dépérissement du lavandin, c'est-à-dire au dessèchement et à la mortalité d'un grand nombre de plantes à partir de la 4e année.

Si la distinction avec le Stolbur et les autres mycoplasmoses étudiées et conservées dans la région parisienne et dans le Midi méditerranéen (MOREAU *et al.* (à paraître)), semble acquise, les expériences et les observations ultérieures nous permettront de préciser les rôles exacts des cicadelles et des microorganismes dans le développement de la maladie.

*Reçu pour publication en juin 1973.*

## SUMMARY

CONTRIBUTION TO THE STUDY
OF TWO LAVANDIN INSECTS *HYALESTHES OBSOLETUS* SIGN.
AND *CECHENOTETTIX MARTINI* LETH. (HOM. AUCHENORRH.)

*H. obsoletus* SIGN. (Cixiid) and *C. martini* LETH. (Jassidae) accomplish their entire biological cycle on « Lavandin » (one generation a year). The first species live on the roots, the other on the aerial parts. Although the relation between their pullulations and the withering of the Abrial Lavandin is well proved, the exact part played by both insects, particularly as mycoplasm vectors, is still difficult to understand.


## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


COUSIN M.-Th., MOREAU J. P., ROUGIER J., 1964. Quelques essais et observations concernant l'épidémiologie de maladies à virus de type jaunisse sur Tomate. Recherche de vecteurs possibles. *Études de virologie appliquée*, **5**, mars 1964, 47-54.

COUSIN M.-Th., GOURRET J. P., LACOTE J. P., LECLANT F., 1969. Découverte de particules de type « mycoplasme » dans le liber de *Convolvulus arvensis* récoltés dans un champ de lavandins atteints de flétrissements. *Ann. Phytopathol.*, **1**, 2, 297-300.

COUSIN M.-Th., MOREAU J. P., KARTHA K. K., STARON T., FAIVRE-AMIOT A., 1971. Polymorphisme des micro-organismes de type mycoplasme rencontrés dans des tubes criblés de lavandins « Abrial » atteints de « Dépérissement jaune ». *C. R., Acad. Sci., Paris*, série D, **272**, 2082-2085.

COUSIN M.-Th., MOREAU J. P., BASSINO J. P., 1972. Le « Dépérissement jaune » du Lavandin : maladie à mycoplasmes. *Actas III Cong. Un. fitopat. Medit., Œiras*, 22-28 oct. 1972, 19-28.

GIANNOTTI J., VAGO C., LECLANT F., MARCHOUX G., CZARNECKY D., 1972 *a*. Obtention de cultures de mycoplasmes à partir de *Lavandula hybrida* Reverchon atteinte de « dépérissement » et de *Hyalesthes obsoletus* SIGN, un vecteur probable de la maladie. *C. R. Acad. Sci. Paris*, série D, **274**, 394-397.

GIANNOTTI J., MARCHOUX G., LECLANT F., MORVAN G., 1972 *b*. Obtention de cultures de mycoplasmes à partir de plantes cultivées, d'adventices et d'Insectes homoptères naturellement ou expérimentalement infectés par des jaunisses. *Actas III Cong. Un. fitopat. medit., Œiras*, 22-28 oct. 1972, 33-41.

LECLANT F., 1968. Premières observations sur *Hyalesthes obsoletus* SIGNORET dans le midi de la France (*Homoptera Cixiidae*). *Études de Virologie. Ann. Epiphyties*, **19**, n° hors-série, 111-113.

LECLANT F., LACOTE J. P., 1969. Recherches sur les vecteurs du *Stolbur* dans le midi de la France. *Ann. Phytopathol.*, **1**, n° hors-série, 439-442.

LECLANT F., MARCHOUX G., GIANNOTTI J., LOUIS C., 1971. Recherches sur une mycoplasmose affectant *Lavandula hybrida* REV. *C. R. Acad. Sci. Paris*, série D, **272**, 2982-2985.

MARCHOUX G., LECLANT F., GIANNOTTI J., 1970. Transmission et symptomatologie de la Jaunisse du Liseron en relation avec le Stolbur de la Tomate. *Ann. Phytopathol.*, **2**, 2, 429-441.

MOREAU J. P., COUSIN M.-Th., STARON T., FAIVRE-AMIOT A., 1970. Essais de traitement curatif du « Dépérissement jaune » du Lavandin. *Ann. Phytopathol.*, **2**, 1, 239-243.

MOREAU J. P., COUSIN M.-Th., LECLANT F., Caractérisation du dépérissement jaune du Lavandin. Transmissions par cuscutes et par insectes vecteurs (à paraître).

MUSIL M., 1956. Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungssufen von *Hyalesthes obsoletus* SIGN. (en tchécoslovaque) *Zool. Listy*, **5** (19), 17-22.

PECAUT P., MESSIAEN C. M., LATERROT H., 1962. Quelques observations et expériences concernant le Stolbur. *Bull. Stn. Amélior. Plantes*, Montfavet.

SUKHOV K. C., VOVK A. M., 1948. Biologie de la Cicadelle *Hyalesthes obsoletus* SIGN., vecteur du virus du Stolbur (en russe) *Akad. Nauk. S. S. S. R., Trud. Inst. genet.*, **15**, 193-202.

VALENTA V., 1953. Bemerkungen zur Bionomie, Lebensgeschichte und wirtschaflichen Bedeutung der Zikade *Hyalesthes obsoletus* SIGN., in der Tschechoslovakei.( en tchécoslovaque). *Zool. Entomol. Listy*, **2**, 267-282.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3), 365-377.

# DEVELOPMENT OF THE PLUM GALL AND TRIALS TO CONTROL ITS MITE, *ACALITUS PHLOEOCOPTES* (*ERIOPHYIDAE, ACARINA*) (1)

M. STERNLICHT, S. GOLDENBERG and M. COHEN

*The Volcani Center,*
*Agricultural research Organization,*
*Bet Dagan,*
*(Israël)*

## SUMMARY

The etiology of the plum tree gall, (*Acalitus phloeocoptes*) mite on bud scale scars, and different stages of the gall development, have been illustrated and described. The sex ratio in both of the mite's two life cycles, as migrants and gall inhabitants, has been studied. The percentage of males in mite populations never exceeds 8 p. 100. Heavy damage in infested orchards has been observed. Results of trials in the control of this mite showed that the timing of treatments was most efficient when it coincided with mite migration in the spring. Treatment with 0.2 p. 100 Thionex (= endosulfan) 35, e. c., in combination with 0.02 p. 100 dichlorvos (= Divipan = DDVP) 100, carried out in May in the north of the country, gave the most efficient control. The mite population was greatly reduced and the number of new galls reached less than 10 p. 100 of that on untreated trees.

## INTRODUCTION

The plum tree gall mite, *Acalitus phloeocoptes* (NAL.), is a severe pest of some plum varieties and almond trees in European and Mediterranean countries. The mite inhibits tree growth, causing branch shortening and poor leaf canopy ; on the other hand, it promotes tissue growth and development of galls. TALHOUK (1963) described the damage caused to almond trees in the Lebanon and Syria by this mite, and its phenology and gall structure.

(1) Contribution from The Volcani Center, Agricultural Research Organization, Bet Dagan, Israël, 1972 Series, nº 2174, E.

The present paper describes the etiology of the gall and the results of trials carried out to control this mite.

The species *phloeocoptes* was classified previously to the genus *Phytoptus* and *Eriophyes* by NALEPA (1925) and in *Aceria* by KEIFER (see TALHOUK, 1963). However, more recently, H. H. KEIFER (in a personal communication) stated : « The mite belongs to the genus *Acalitus*. This genus lacks the forefemoral and foretibial seta. There are also some coxal characters that usually go along with the leg features. The genital coverflap is less often longitudinally ribbed. The genus is worldwide, several species having been found in New Zealand. I had the opportunity to examine *phloeocoptes* specimens from Yugoslavia and they belong to the genus *Acalitus*. » The full description of this genus was given by KEIFER (1965).

## MATERIALS AND METHODS

### *Gall development and sex ratio of the mites*

The number of males and females in mite populations was counted monthly, in order to determine the sex ratio and population. Galls on 10-20-cm-long twigs were dissected under a stereomicroscope and the mite population from each of three galls was prepared in Nesbitt's solution (EVANS *et al.*, 1961, p. 79) for counting and sexing. Permanent preparations were made in Hoyer's solution (ditto, 1961). To study the gall development during April-June, twigs infested with migrating mites and prior to the start of gall production were collected weekly. The mites were prepared, counted, their sex ratio was determined, and the different stages of their gall development were recorded.

### *Trials in the control of the plum gall mite*

All trials in the control of this mite were carried out in the Misgav'Am orchard (near the Lebanon border) on 16-year-old European plum trees, var. « Sagiv ». Each chemical was tested in ten replicates. Ten 5-10-cm-long twigs were cut at random from each tree prior to and at different periods after, treatment. Three galls from each twig were selected, and only green soft ones were examined as the dried and shrunken galls were always old and empty. Three hundred galls for each treatment were dissected under a stereomicroscope and examined. All mites, dead and alive, were counted and the presence of parasites was recorded. The percentage of control achieved by a treatment was calculated according to the formula of HENDERSON and TILTON (1955). A medium-volume application (250-1 per 1 000 $m^2$) was applied with a « Speedet » sprayer (blower-sprayer manufactured in Israel, similar to the « BEAN » of the U. S. A.). Table 1 gives the dates and weather conditions during the trials at Misgav 'Am.

TABLE 1

*Climatic data for Misgav 'Am during the experiment period*

*Données climatiques pour Misgav'Am pendant la durée de l'expérience*

| Trial no. | Date of treatment | Temperature (°C) | | Relative humidity (%) | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | Min. | Max. | daily | monthly |
| 1 | 6-3-1969 | 16.8 | 24.3 | 58 | 72 |
| 2 | 1-5-1969 | 11.6 | 22.4 | 78 | 64 |
| 3 | 8-5-1970 | 13.5 | 29.8 | 72 | 57 |

The following materials were used :

— Benomyl (= Benlate) 50 p. 100 wettable powder, methyl 1 — (butylcarbamoyl) 2 benzimidazole carbamate ; E. I. du Pont de Nemours, Wilmington, Delaware, U. S. A.

— Dichlorvos (= Divipan = DDVP) 100 p. 100 emulsifiable concentration, dimethyl 2,2-dichlorovinyl phosphate ; Ciba-Geigy Ltd., Basel, Switzerland, Makhteshim Chemical Works Ltd., Tel Aviv.

— Endosulfan (= Thionex = Thiodan) 35 p. 100 emulsifiable concentration, 6, 7, 8, 9, 10, 10-hexachloro-1, 5, 5*a*, 6, 9, 9*a*-hexahydro, -6,9-methano-2, 4, 3-benzodioxathiepin-3-oxide ; Farbwerke Hoechst A. G., Frankfurt a/M ; Makhteshim Chemical Works Ltd., Tel Aviv.

— Galecron 50 p. 100 emulsifiable concentration, N-(2-methyl-4-chlorophenyl)-N', N'-dimethyl formamidine ; Ciba-Geigy Ltd., Basel, Switzerland, distributed in Israel by Chemical & Technical Supplies (Green) Ltd., Tel Aviv.

— Naled (= Bromex = Dibrom) 50 p. 100 emulsifiable concentration, dimethyl 1,2-dibromo-2,2-dichloroethyl phosphate ; Makhteshim Chemical Works Ltd., Tel Aviv.

— Neoron (= GS 19851- = Bromopropylate) 50 p. 100 emulsifiable concentration, isopropyl-4,4'-dibromo-benzilate ; Ciba-Geigy Ltd., Basel, Switzerland, distributed in Israel by Chemical et Technical Supplies (Green) Ltd., Tel Aviv.

— Oil (= Levanola) 80 p. 100 medium oil ; Tarsis Agriculture & Industrial Chemicals Co. Ltd., Tel Aviv.

— P-N-$R_3$ = mineral oil narrow range 98 p. 100 oil, 2 p. 100 emulsifies, 94 p. 100 Min. U. R., 60 p. 100 carbon atoms in paraffinic structure, 50 p. 100 distilled at 10 mm Hg at 418°F. ; Tarsis Agriculture & Industrial Chemicals Co. Ltd., Tel Aviv.

## RESULTS

### *Life cycle of mites*

The plum gall mite has two life cycles : as a migrant (April-June), and for the remainder of the year as a gall inhabitant. Galls from a previous year are getting dry and some openings which appear in spring allow the mites to escape from their galls. These mites are migrating and moving fast, especially on branches and other parts of the trees. Young female mites were observed raising the hind part of their body while standing on their forelegs ; they were then moved by a breeze and transported as an air-borne particle. Such mites have often been captured by means of sticky traps (made of microscopic slides, covered with Stickem diluted whith mineral oil, and attached to 2-m-high pillars) placed in the vicinity of infested trees. Field observations showed that many mites during their migratory period were destroyed by predaceous mites of *Phytoseiidae* and *Stigmaeidae*, or by small insects of Thripoids (*Thysanoptera*) and Ptinids.

The sex ratio of males to females, in the migrating mite population, was 5 p. 100 (2-8 p. 100), similar to that found during April-May in old galls.

### *Gall formation*

The migrants, after several hours or sometimes several days, settled beneath bud scale scars of twig internodes (Plate 1, fig. 1). One or more females attach themselves to a bud scale scar of a branch and, while feeding begin to lay eggs. A small colony of 5-10 mites, consisting of adults and young larvae, was seen usually after 10-14 days.

feeding on the bud scale scar, under a swollen roof consisting of multiplying parenchymatic cells. This swelling, which covered the mites like a shelter, is the first stage of the gall formation (Plate 1, fig. 2, 3, 4). Often various stages of gall development have been found on the same branches of a tree. The next stage of a gall's development was the increase of its upper margin (Plate 2, fig. 5) and the creation of one or more mite spaces producing mono- or plurilocular galls. Further multiplication of the parenchymatic cells in the gall caused its rind to become thicker and its inner space smaller than in the first stage. Progressive thickening of the gall margin closes more and more the gall opening, leaving only a small aperture between the gall tissue and the bud scale scar surface beneath it (Plate 2, figs. 6, 7). The duration of development of these two stages lasted a total of 4-8 weeks with both stages evincing a characteristic feature of a cover gall (Plate 2, figs. 6, g). At the end of the second stage, galls are elliptic in shape, 0.5-1 mm long, lying parallel to the internodal bud scale scar, and the opening between the gall swelling and scale is becoming small and difficult to see (Plate 2, figs. 6, 7, g, j). The galls consist of a thick wall mostly of parenchymatic cells and still with a large inner space (Plate 2, fig. 6, h). The feeding process of mites on the gall's nutrient tissue, enhances proliferation of parenchymatic cells, constantly replenishing the inner nutrient layer, enlarging the gall and changing the shape into a sphere. At the third and last stage, the grown gall is pealike, spherical, sessile, 1-2-mm in diam, mono- or plurilocular, single or coalescent. It consists of three tissue zones, seen in transverse sections : the inner nutrient, the parachymatic and the epidermic zone. The epidermic zone is cutinized, thick, consisting of several layers, but still soft until the end of the summer ; it becomes hard and dry at the end of the winter (Plate 2, fig. 8, m). Old, drying up galls, contrary to the soft ones, have larger inner spaces for the mite's colonies (Plate 2, fig. 8, k, 1).

### *Sex ratio of mites*

The sex ratio of males to females in the mite population was 0.3 p. 100 (0.2-0.4 p. 100) in winter (December-February), 5 p. 100 (2-8 p. 100) in spring (April-May), before the escape of mites from their galls, and 1.5 p. 100 (1-2 p. 100) in summer and autumn (July-November). In spring, the ratio was similar to that observed during May-June in populations of migrating mites.

Gall formation did not start at the same time in the different areas of the country. The migration of mites and the formation of new galls occurred from mid April to mid May in the coastal area orchards, from mid May to the end of May in the Judean Mountains ; and from mid May to mid June in the north of Galilee. The yearly mean temperature (based on data recorded by ASHBEL (1967) from 1939 to 1949) was 16.2°C in upper Galilee, 17.5°C. in the Judean Mountains, and 19.9°C in the coastal plain.

### *Damage to plum trees by the gall mite*

The branches of infested trees bear clusters of heavily coalesced (10-30) galls on terminal internode bud scale scars. The new buds formed above these galls are mostly undeveloped and the new terminal internodes are generally short. Heavily infested trees develop a poor leaf canopy and are easily affected by the heat of the sun. The

trees become weak and may finally be destroyed by various phytophagous insects. In untreated orchards the mite populations were partly reduced by predaceous mites or insects, and therefore gall infestation did not exceed 70-80 p. 100 of the examined trees.

In the trial on timing of chemical application and on the efficiency of pesticides in the control of this mite, the following results were obtained :

*Trials 1 and 2*

The first trial was to estimate the exact time of chemical spray application which could be the most effective in the control of this pest. The following chemicals and combinations were tested : 0.2 p. 100 Galecron 50 e. c. ; 0.2 p. 100 Thionex 35 e. c. in combination with 0.04 p. 100 ; Bromex 50 e. c. ; 2 p. 100 oil (Levanola) ; 1.2 p. 100 P-N-$R_3$ = mineral oil. Figure 1 shows the results concerning the timing of application

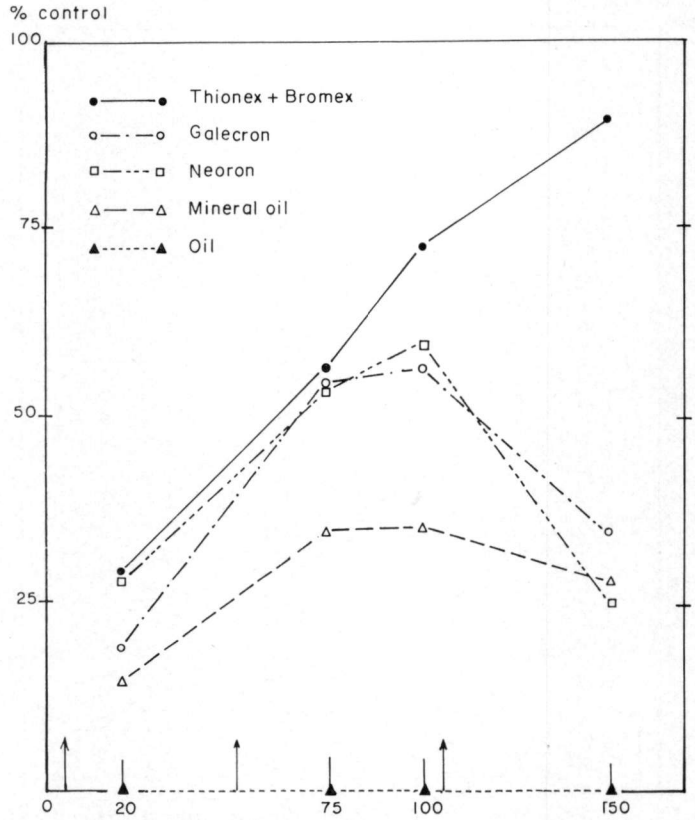



FIG. 1. — *Effect of various chemicals on the control of the plum gall mite,* Acalitus phloeocoptes

1 : Time of application of chemicals in March and 56 days later — in May, respectively
In trial 2, the second spray, Thionex, was given in combination with 0.02 p. 100 Divipan 100 instead of with Bromex

FIG. 1. — *Effet de divers pesticides dans la lutte contre l'acarien gallicole du prunier,* Acalitus phloeocoptes

1 : Traitement en mars et 56 jours plus tard, en mai.
Dans l'essai 2, pour la seconde application, le Thionex était mélangé avec 00.2 p. 100 de Divipan 100 au lieu de Bromex

of this trial. No significant differences between any of the compounds (except oil, which was ineffective) were observed on March 26, 20 days after treatment. The time of spray in trial 2 (May 1) had a better effect in controlling the mites than any of the other dates (fig. 1). The application in May is effective since at this time of the year the mites are in the migrant stage and are found outside their galls. Thionex in combination with 0.02 p. 100 Divipan (= dichlorvos), given instead of Bromex, was rated best. Contrary to medium oil, the narrow-range P-N-$R_3$ = mineral oil brought about a decrease in the mite population and in the number of new galls.

*Trial 3*

Based on the results obtained in former trials, one treatment was applied in May 8, at the beginning of mite migration, using the chemicals applied in trial 2, with the exception of P-N-$R_3$ (= mineral oil), which was replaced by benomyl (= Benlate).

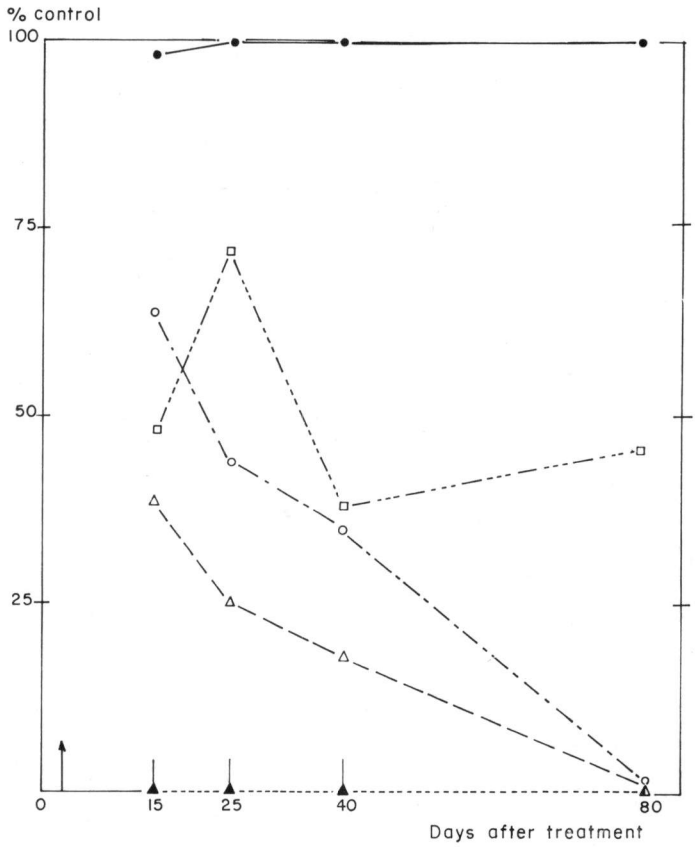



FIG. 2. — *The effect of one spray given at the right time* (May), *on the control of the plum gall mite,* Acalitus phloeocoptes

Thionex was given in combination with 0.02 p. 100 Divipan 100, and 0.04 p. 100 benomyl ( = Benlate) was used instead of mineral oil = P—N=—$R_3$

FIG. 2. — *Effet d'un seul traitement effectué au bon moment* (mai) *dans la lutte contre l'acarien gallicole du prunier,* Acalitus phloeocoptes

Le Thionex était mélangé avec 0.02 p. 100 de Divipan 100 et 0,04 p. 100 de benomyl ( = benlate) ont été utilisés à la place de l'huile minérale = P—N—$R_3$

In this trial again Thionex in combination with Divipan was the best treatment ; the second in effectiveness was Neoron. After 80 days, on 27 July 1970, no differences were observed between Galecron and benomyl in the control of the mite population and in decreasing the number of new galls ; medium (Levanola) oil, as in the preceding trials, was ineffective.

## CONCLUSIONS

1. The plum gall mite produces galls beneath internode bud scale scars. They promote multiplication of the gall tissue cells, which has an adverse effect on tree growth. Inhibition of bud and twig growth, accompanied by dwarfing and malformation of the trees, was observed.

2. The mites have two life cycles per year : a short one (about one month) as migrants, which coincides with the initial tree growth in spring (usually April-June), and a long one as gall inhabit. The start of gall formation varied from area to area, according to environmental temperature and the period of vegetation on the trees.

3. The plum gall is primarily a roof gall which has a comparatively rapid development in spring (about one month). In summer, the grown gall is pealike, sessile completing its spherical (1-2 mm in diam) shape, being mono- or plurilocular, single or coalescent.

4. The percentage of males in the mite population was always very low, and never exceeded 8 p. 100. The importance of males in the sexual development of the mite, for instance in deposition of spermatophores and female fertilization (Sternlicht and Goldenberg, 1971), is still unknown, as their sexual life cycle has not yet been studied.

5. To achieve efficient control of this mite, proper timing of chemical treatment is very important : it must coincide with the migrant stage of the mite or the start of gall formation.

6. Of the several chemicals tested, 0.2 p. 100 Thionex 35 e. c. in combination with either 0.04 p. 100 Bromex 50 e. c. or 0.02 p. 100 Divipan 100 was very effective. It reduced the mite population markedly and decreased the number of new galls to less than 5 p. 100 of that on untreated trees.

*Reçu pour publication en mai 1973.*

## ACKNOWLEDGMENTS

We wish to thank Dr. I. Ishaaya for his critical reading of the manuscript.

## RÉSUMÉ

### DÉVELOPPEMENT DE LA GALLE DU PRUNIER ET ESSAIS DE LUTTE CONTRE L'ACARIEN ERIOPHYIDAE, *ACALITUS PHLOEOCOPTES* QUI LA PROVOQUE

L'étiologie de la galle du prunier, l'acarien (*Acalitus phloeocoptes*) sur les cicatrices de l'écaille du bourgeon et différentes étapes du développement de la galle sont décrits. La proportion des sexes suivant les deux modes de développement de l'acarien, comme migrant et comme gallicole est étudiée. Le pourcentage des mâles dans les populations d'acariens ne dépasse jamais 8 p. 100. Des dégâts importants ont été observés dans des vergers infestés. Les résultats des essais de lutte contre cet arthropode montrent que la période la plus favorable pour le traitement est celle de la migration de printemps. Un traitement avec 0,2 p. 100 de Thionex (= Endosulfan) 35, en combinaison par exemple avec 0,02 p. 100 de Dichlorvos (Divipan-=DDVP 100) effectué en mai dans le nord du pays a donné les meilleurs résultats. La population d'acariens s'est trouvée fortement réduite et le nombre des nouvelles galles n'atteignait pas 10 p. 100 de celui des arbres non traités.


## REFERENCES


ASHBEL D., 1967. *Frequencies of temperature thresholds* (hours per month) *and maximum minimum graphs.* Hebrew University of Jerusalem (Hebrew).

EVANS G. O., SHEAL J. G., MACFARLANE, D., 1961. *The Terrestrial Acari of the British Isles.* 219 p. London, British Museum.

KEIFER H. H., 1965. Eriophyid Studies. *Bull. Calif. Dep. Agric.* B-**14**, 3.

HENDERSON C. F., TILTON E. W., 1955. Tests with acaricides against the brown wheat mite. *J. econ. Ent.*, **48**, 157-161.

NALEPA A., 1925. Zur Kenntnis der, auf den einheimischen Pomaceen und Amygdaleen lebenden Eriophyes-Arten. *Marcellia*, **22**, 62-88.

STERNLICHT M., 1968. The plum gall mite, *Aceria phloeocoptes* (NAL.) (*Eriophyidae, Acarina*). *Hassadeh*, **48** (8), 509 (Hebrew).

STERNLICHT *M.*, GOLDENBERG S., 1971. Fertilisation, sex ratio and postembryonic stages of the citrus bud mite *Aceria sheldoni* (EWING) (*Acarina, Eriophyidae*). *Bull. ent. Res.*, **60**, 391-397.

TALHOUK A. S., 1963. *Aceria phloeocoptes* (NAL), (*Eriophyidae*) ein schwerer Schädling von Mandelbäumen in Libanon und in Syrien. *Anz. Schädlingsk*, **36** (9), 129-132.

## PLATE I

FIG. 1 *a*. — Terminal branch of « Meteli » plum tree ; a terminal bud scale scar infested with mites.

FIG. 2 to *8*. — *Development of galls on bud scale scars of « European » plum tree branches.*

FIG. 2 *b*. — Side view of bud scale scars and settled mites feeding.

FIG. 3 *c*. — Mites hidden in crevices of bud scale scars are feeding and causing the growth of gall tissue.

FIG. 4 *d*. — A small colony (3-6) of mites with eggs in spaces of tissue swellings caused by multiplication of parenchymatic cells ; *e*, bud scale scar with mites and the beginning of tissue swelling above them.

## PLANCHE I

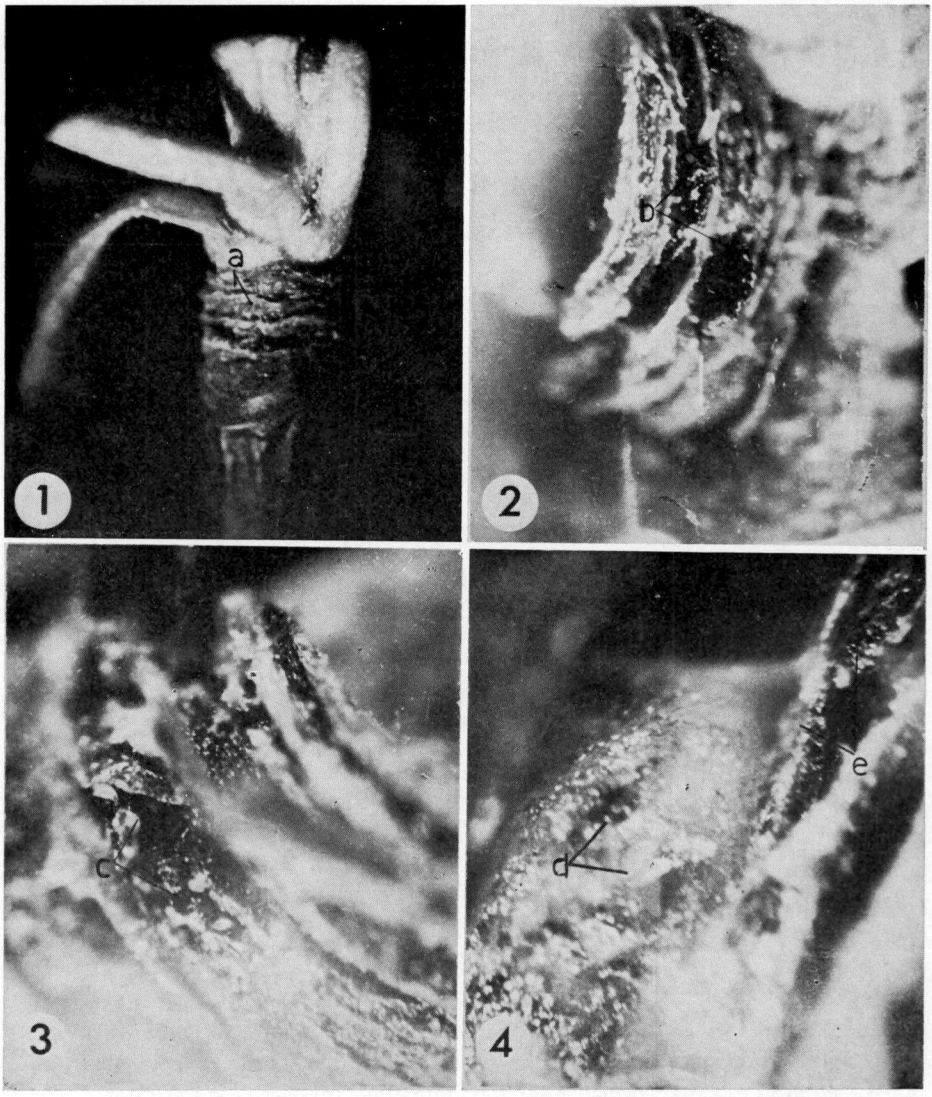
FIG. 1 *a*. — Branche terminale de prunier « Meteli » : cicatrice d'une écaille de bourgeon terminal infestée d'acariens.

FIG. 2 à *8*. — *Développement des galles sur les cicatrices de l'écaille du bourgeon des branches du prunier « European ».*

FIG. 2 *b*. — Vue de côté des cicatrices de l'écaille du bourgeon avec des acariens installés en train de s'alimenter.

FIG. 3 *c*. — Acariens cachés dans les fentes des cicatrices des écailles du bourgeon s'alimentant et provoquant la croissance du tissu de la galle.

FIG. 4 *d*. — Petite colonie d'Acariens (3-6) et d'œufs dans les intervalles des gonflements des tissus causés par la multiplication des cellules du parenchyme ; *e* — cicatrice de l'écaille du bourgeon avec des acariens et le début du gonflement du tissu au-dessus d'eux.




M. STERNLICHT, S. GOLDENBERG, M. COHEN

## PLATE II

FIG. 5*f*. — Increase of the upper margin of a young gall, with both a large inner space and aperture. Many mites (*f*) are feeding also outside the gall space.

FIG. 6. — Young oblong gall with a small opening (*g*) between the gall swelling and bud scale scar ; *h*, transverse section of a young gall showing the thick parenchymatic wall and inner space with the feeding mites.

FIG. 7. — Young oblong galls with still recognizable small openings.

FIG. 8. — Fully grown galls, *k*, about several months old and *l*, about one year old ; (both galls are presented in transverse section to show their inner part), *k* spongiose parenchymatic tissue of the gall inhabited by mites ; *l*, gall, with dry, almost dead parenchymatic tissue and with large inner spaces ; the mites before their exit ; *m*, epidermis cutinized and relatively thick.

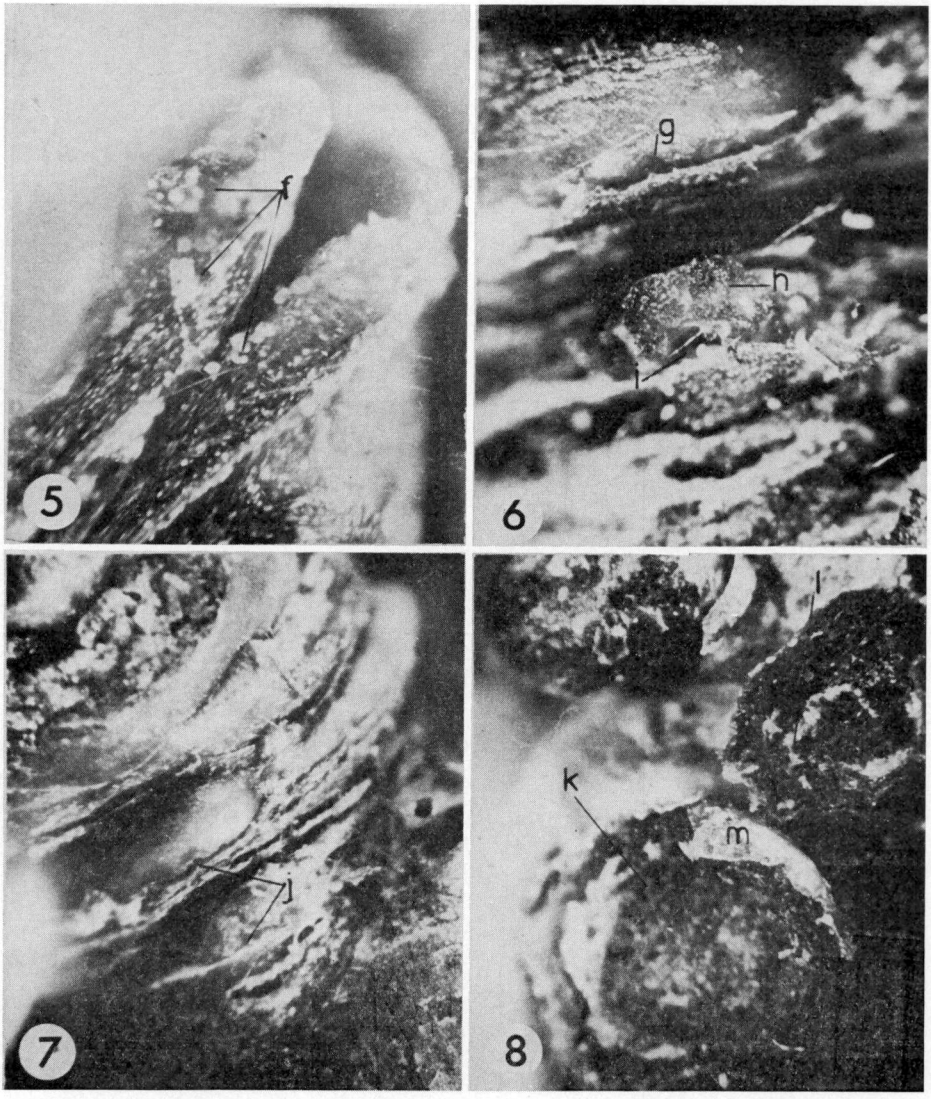
## PLANCHE II

FIG. 5*f*. — Accroissement de la marge supérieure d'une jeune galle présentant à la fois un grand espace intérieur et une grande ouverture. De nombreux acariens (*f*) s'alimentent aussi en dehors de la galle.

FIG. 6. — Jeune galle oblongue avec une petite ouverture (*g*) entre le gonflement de la galle et la cicatrice de l'écaille du bourgeon ; *h*, coupe au travers d'une jeune galle montrant la paroi parenchymateuse épaisse et l'espace intérieur avec des acariens s'alimentant.

FIG. 7. — Jeunes galles oblongues avec de petites ouvertures encore reconnaissables.

FIG. 8. — Galles ayant achevé leur croissance, *k*, âgée de plusieurs mois et *l* âgée de plus d'un an (l'une et l'autre sont présentées en coupe transversale pour montrer l'intérieur), *k* tissu parenchymateux spongieux de la galle occupée par des acariens ; *l*, galle avec du tissu parenchymateux sec, presque mort et avec de grands espaces intérieurs ; les acariens avant leur sortie ; *m* épiderme cutinisé et relativement épais.




M. STERNLICHT, S. GOLDENBERG, M. COHEN

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3), 379-384.

# INFLUENCE DE L'ACCOUPLEMENT SUR LA DESCENTE DES ŒUFS DANS L'UTÉRUS DU PARASITE *PHRYXE CAUDATA* RONDANI (*DIPTERA TACHINIDAE*)

S. GRENIER
avec la collaboration technique de Josette GUILLAUD

*Laboratoire de Biologie,*
*Institut national des Sciences appliquées*
*69621 Villeurbanne*

## RÉSUMÉ

Chez les femelles de *Phryxe caudata*, élevées sur *Galleria mellonella*, tous les ovules sont descendus dans l'utérus trois jours après l'émergence lorsque la fécondation a eu lieu normalement et, à partir du sixième jour, (à 23°C) apparaissent *in ovo* les premiers embryons complètement développés. Les femelles vierges présentent par contre une rétention des ovules dans les ovaires. Cette rétention est suivie d'une descente irrégulière des ovules dans l'utérus avec une semaine de retard environ par rapport aux femelles fécondées.

Le nombre moyen d'ovarioles par femelle est de 54,3 (de 40 à 65) avec un nombre moyen d'œufs de 228,7 (de 135 à 455).

## INTRODUCTION

Chez les Diptères, comme chez de nombreux Insectes, la copulation a d'importants effets sur la dynamique ovarienne. Chez la Drosophile, on a montré depuis longtemps que l'accouplement augmentait le nombre d'œufs pondus par chaque femelle et en accélérait également le dépôt. On constate par contre une forte rétention des ovules dans les ovaires des femelles vierges (DAVID et MERLE, 1966), (MERLE et DAVID, 1967), (MERLE, 1968). Chez les Tachinaires, les œufs, fécondés lors de leur passage devant l'orifice des spermathèques, sont stockés dans l'utérus où ils

subissent une incubation plus ou moins longue (HAWLITZKY, 1969). De nombreuses espèces de Tachinaires semblent présenter une rétention ovarienne — elle a été signalée chez *Phryxe caudata* par BILIOTTI (1956) — mais elle a rarement fait l'objet d'une étude détaillée. Aussi avons-nous entrepris de préciser certaines conditions de reproduction de *P. caudata*, Tachinaire utilisée au laboratoire depuis plusieurs années en vue d'études nutritionnelles.

## I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

*P. caudata* est, dans la nature, parasite de la processionnaire du pin *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. Les mouches étudiées proviennent d'un élevage permanent entretenu au laboratoire sur un hôte de remplacement (*Galleria mellonella* L.) (DELOBEL et LAVIOLETTE, 1969) pendant une période correspondant à une vingtaine de générations.

Les femelles (au nombre de 1 à 5) sont placées à l'éclosion soit avec un nombre correspondant de mâles du même âge, soit sans mâle, dans une boîte plastique (500 ml environ) contenant de la nourriture (agar miellé) et de l'eau. Des femelles d'âge connu sont disséquées chaque jour et les œufs dénombrés par catégorie, dans les ovaires (ovules mûrs et non mûrs) et dans l'utérus (œufs embryonnés et non embryonnés).

Les expériences sont conduites à une température de 23 ± 1°C, une humidité relative de 65 ± 5 p. 100 et sous une photopériode constante (12 h-12 h). Ces conditions, distinctes de celles utilisées par BILIOTTI (1956) et DELOBEL (1970) expliquent les différences observées quant aux durées de développement. En effet, le temps qui sépare l'émergence de la ponte des premiers œufs est très variable selon la température (JACKSON *et al.*, 1970).

## II. — RÉSULTATS

1° Dans le lot étudié, nous avons dénombré par femelle 54,3 ± 0,8 ovarioles (moyenne sur 24 ♀♀ ± erreur standard) avec un minimum de 40 et un maximum de 65, et 228,7 ± 10,1 œufs (moyenne sur 102 ♀♀ ± erreur standard) avec un minimum de 135 et un maximum de 455.

2° Sur les deux types de femelles (vierges ou fécondées) nous avons étudié trois phénomènes qui sont représentés sur la figure par trois séries de courbes :

— la maturation des œufs, exprimée par le pourcentage d'ovules et d'œufs mûrs, situés dans les ovaires ou l'utérus (courbes IF et IV),
— la descente des œufs dans l'utérus exprimée par le pourcentage d'œufs présents dans l'utérus (courbes 2 F et 2 V) ;
— le développement embryonnaire exprimé par le pourcentage d'œufs contenant des larves entièrement développées et actives (courbe 3 F).

Ces résultats sont exprimés en pourcentage d'œufs de chaque catégorie par rapport au nombre total d'ovules et d'œufs de la femelle. Il s'agit de moyennes journalières obtenues à partir de 142 femelles dont 77 vierges et 65 accouplées.

On observe une rétention bien caractérisée des ovules dans les ovaires des femelles vierges. Cette rétention, certes non définitive, puisque quelques ovules descendent dès le 2e jour après l'émergence, est cependant assez prolongée dans les conditions

de nos expériences. Le décalage entre les deux courbes 2 F et 2 V est de 5 jours environ. Au 3e jour après l'émergence 96 p. 100 des œufs sont descendus dans l'utérus des ♀♀ accouplées alors qu'il faut attendre le 12e jour pour atteindre ce pourcentage

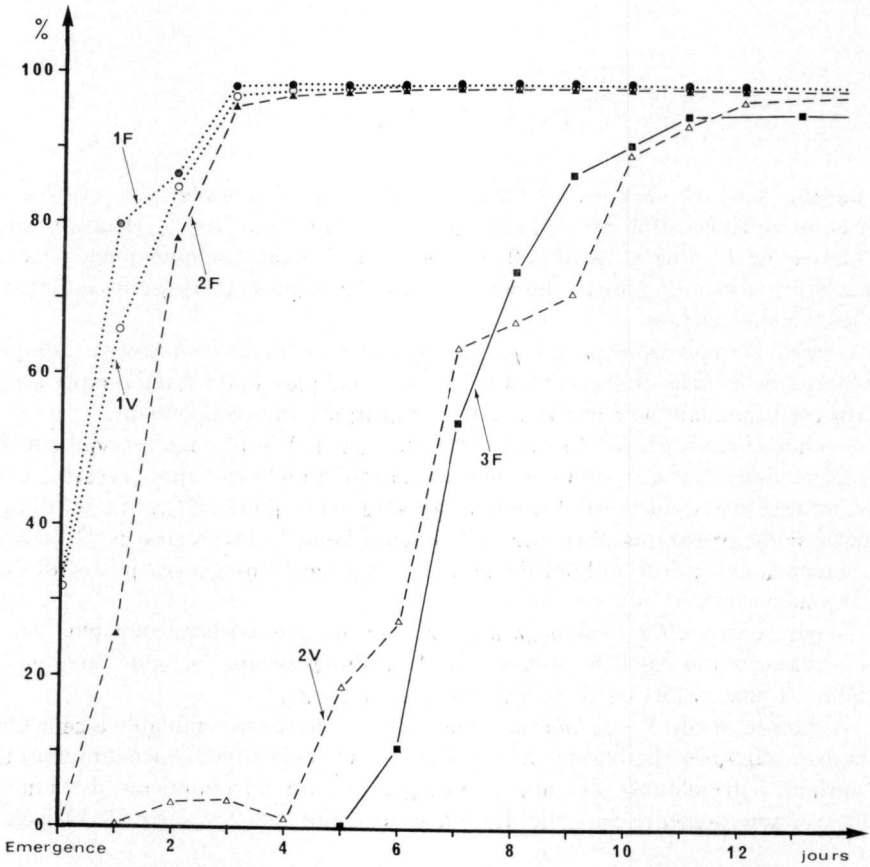



FIG. 1. — *Répartition des œufs en pourcentages chez* Phryxe caudata ROND. *en fonction de l'âge chez les femelles vierges* (V) *et fécondées* (F). *Œufs mûrs* (1), *œufs descendus dans l'utérus* (2) *et œufs contenant une larve active* (3)
23 ± 1°C ; 65 ± 5 p. 100 H. R.

chez les ♀♀ vierges. De plus cette descente est rapide et régulière dans le cas des ♀♀ fécondées alors qu'elle est très irrégulière chez les ♀♀ vierges. La variabilité individuelle, grande dans ce dernier cas, pourrait expliquer l'allure accidentée de la courbe 2 V.

Il semble de plus que l'accouplement puisse accélérer non seulement la descente des ovules mais aussi leur maturation puisqu'un jour après l'émergence, les ordonnées des courbes IF et IV sont significativement différentes.

3° Il faut noter qu'il reste toujours dans les ovaires un certain nombre d'ovocytes ( 1 à 2 p. 100 qui n'évolueront pas. De même, dans l'utérus demeurent souvent 2 à 3 p. 100 d'œufs, vraisemblablement inféconds, qui ne s'embryonnent pas. Par

ailleurs, chez les femelles vierges, les ovules, stockés dans l'utérus, entrent en dégénérescence au bout de quelques jours. Parfois des ovules non fécondés peuvent être pondus comme cela est fréquent chez de nombreuses Tachinaires (BILIOTTI, 1956), (BILIOTTI et PERSOONS, 1965), (ADAM et WATSON, 1971).

## III. — DISCUSSION

Le plus souvent chez les Tachinaires la descente des ovules, des ovaires vers l'utérus, commence sitôt après l'accouplement (CLAUSEN, 1940), (KLOMP, 1956). Dans le cas de *Eucarcelia rutilla* elle s'effectue seulement quelques jours plus tard (HERREBOUT, 1969). La plupart des auteurs admettent que cette descente est retardée chez les femelles vierges.

— chez *Doryphorophaga doryphorae* BILIOTTI et PERSOONS (1965) indiquent un blocage de courte durée suivi au bout de quelques jours d'un remplissage de l'utérus correspondant à ce qui se serait produit après un accouplement.

— chez *Diatraeophaga striatalis* (ÉTIENNE, 1969 *a*) le blocage est souvent définitif. Cependant il y a de grandes variations individuelles et dans certains cas la quasi totalité des ovules est descendue après 2 ou 3 jours. ÉTIENNE réfute ainsi l'hypothèse de BETBEDER-MATIBET (1967) selon laquelle les ovules de *D. striatalis* descendent dans l'utérus au bout de 2 ou 3 jours après l'émergence, qu'il y ait eu ou non fécondation.

— par contre, chez *Lixophaga diatraeae*, le blocage est beaucoup plus net car dans la majorité des cas il se prolonge au-delà d'une semaine et seule une descente partielle est susceptible de se produire (ÉTIENNE, 1969 *b*).

— dans le cas de *P. caudata*, la rétention est donc assez semblable à celle observée pour *L. diatraeae*. Le blocage affecte toutes les femelles avec cependant une intensité variable ; jusqu'au 5$^{e}$ jour après l'émergence, chez un cinquième des femelles, on observe une descente partielle des œufs alors que chez les autres le blocage est total.

## CONCLUSION

Il s'avère difficile de comparer l'intensité de la rétention chez les différentes espèces de Tachinaires car les variations individuelles et surtout les conditions expérimentales (température) paraissent déterminantes. Cependant l'existence même d'un retard dans le passage des ovules vers l'utérus des femelles vierges a une grande importance pour la fertilité, voire la survie de l'espèce. En effet le remplissage des spermathèques ne peut plus s'effectuer normalement dès que l'utérus est encombré. Il existe donc un laps de temps, souvent assez court, pendant lequel l'accouplement doit avoir lieu pour qu'il puisse se dérouler normalement. De plus, comme le remarque ÉTIENNE (1969 *a*), pour que la fécondation soit réalisée correctement, il faut que soit respecté un certain synchronisme entre le passage des œufs des ovaires vers l'utérus

et l'expulsion des spermatozoïdes. Or il semblerait que cette synchronisation ne puisse exister que si l'accouplement a lieu peu après l'émergence des femelles (0 à 24-48 h). Ce phénomène contribue encore à réduire la durée de la période pendant laquelle la rencontre des sexes doit se faire pour assurer une descendance convenable.

La connaissance de la physiologie sexuelle de la femelle de *P. caudata* revêt une importance particulière, ces mouches étant multipliées au laboratoire et susceptibles d'être utilisées pour la lutte biologique contre la processionnaire du pin. Des essais sont d'ores et déjà engagés dans cette voie.

*Reçu pour publication en juin 1973.*

## SUMMARY

EFFECT OF COPULATION ON THE EGGS DESCENT INTO THE UTERUS OF THE PARASITE *PHRYXE CAUDATA* RONDANI (*DIPTERA, TACHINIDAE*)

In the females of *Phryxe caudata* reared on *Galleria mellonella*, all the ovules are down in the uterus three days after emergence when fertilization occurs in a regular way, and from the 6th day onwards (at 23°C), the first fully developed embryos appear in ovo. On the other hand, virgin females show an ovule retention in the ovaries. This retention is followed by an irregular descent of the ovules in the uterus, with about on week delay compared to the fertilized females.

The mean number of ovarioles for each female is 54.3 (40 to 65) with a mean number of eggs of 228.7 (135 to 455).

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADAM D. S., WATSON T. F., 1971. Adult biology of *Exorista mella*. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **64**, 146-149.

BETBEDER-MATIBET M., 1967. Note sur la biologie de *Diatraeophaga striatalis* TOWNSEND, Tachinaire parasite de *Proceras sacchariphagus* BOJ. *Entomophaga*, **12**, 161-173.

BILIOTTI E., 1956. Biologie de *Phryxe caudata* RONDANI (Dipt. Larvaevoridae) parasite de la chenille processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF). *Revue Path. vég. Ent. agr. Fr.*, **25**, 50-65.

BILIOTTI E., PERSOONS E. J., 1965. Possibilités d'utilisation de *Doryphorophaga doryphorae* RILEY dans la lutte contre le Doryphore. *Ann. Soc. ent. Fr.*, N. S., **1**, 251-262.

CLAUSEN C. P., 1940. *Entomophagous Insects*, Hafner Publishing Company, New York, 688 p.

DAVID J., MERLE J., 1966. Influence de la fécondation de la femelle de Drosophile sur sa physiologie. *Ann. Nutr. Aliment.*, **20**, 332-338.

DELOBEL B., 1970. *Galleria mellonella* L., hôte de remplacement pour *Phryxe caudata* ROND. (Dipt. *Larvaevoridae*) parasite de *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **2** (3), 373-379.

DELOBEL B., LAVIOLETTE P., 1969. Élevage de *Phryxe caudata* ROND. (Larvaevoridae) parasite de *Thaumetopoa pityocampa* SCHIFF. sur un hôte de remplacement : *Galleria mellonella*. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, Série D, **268**, 2436-2438.

ÉTIENNE J., 1969 *a*. Étude en laboratoire de la Tachinaire *Diatraeophaga striatalis* TOWNSEND, parasite naturel de *Chilo sacchariphagus* BOJER. *Entomophaga*, **14**, 407-419.

ÉTIENNE J., 1969 *b*. Lutte biologique contre le Borer ponctué de la canne à sucre. Rapp. annuels, *I. R. A. T.* Réunion, 69-87.

HAWLITZKY N., 1969. Modes de reproduction, évolution embryonnaire chez les Tachinaires. *Revue Zool. agric. Path. vég.*, (7-9), 93-106.

HERREBOUT H. W., 1969. Habitat selection in *Eucarcelia rutilla* VILL. (Diptera Tachinidae). II. Experiments with females of known age. *Z. angew. Ent.*, **63**, 336-349.

JACKSON C. G., et coll., 1970. Development, fecundity and longevity of *Leschenaultia adusta*, a Tachinid parasite of the Salt Marsh caterpillar. *J. econ. Ent.*, **63**, 1396-1397.

KLOMP H., 1956. Die morphologischen Merkmale und die Bionomie der Kiefern-spanner-Tachine *Carcelia obesa* ZETT (=*rutilla* B. B.). *Z. angew. Ent.*, **38**, 228-294.

MERLE J., 1968. Fonctionnement ovarien et réceptivité sexuelle de *Drosophila melanogaster* après implantation de fragments de l'appareil génital mâle. *J. Insect Physiol.*, **14**, 1159-1168.

MERLE J., DAVID J., 1967. Ovulation et ponte provoquée par la copulation chez la Drosophile ; baisse du pourcentage d'éclosion des œufs en fonction de la durée de leur rétention. *C. R. Sci.*, Paris, Série D, **265**, 2070-2073.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3), 385-424.

# RECHERCHES SUR LE COMPORTEMENT, AU COURS DE SA VIE IMAGINALE DE *PHYLLOPHAGA PLEEI* BL. (*COLEOPTERA : SCARABAEIDAE*)

L. GRUNER

avec la collaboration technique de D. MARIVAL

*Station de Zoologie et de Lutte biologique,*
*Centre de Recherches agronomiques des Antilles et de la Guyane, I. N. R. A.,*
*97170 Petit Bourg (Guadeloupe)*

## RÉSUMÉ

De nombreux représentants du genre américain *Phyllophaga* commettant des dégâts considérables aux cultures ont fait l'objet de recherches intensives. Cependant d'importantes lacunes subsistent dans les connaissances acquises sur le comportement des adultes. Aussi *P. pleei*, très commun en Guadeloupe, est choisi comme prototype des hannetons des régions tropicales. La période d'activité des adultes est définie au cours de l'année en liaison avec les facteurs température et surtout pluviométrie. Le rythme des envols du soir et du matin, le rôle de la lumière dans ces envols, la hauteur, la direction et les distances de vol ont fait l'objet de nombreuses observations tant dans la nature qu'au laboratoire, en relation avec l'âge et le sexe des insectes. La durée des différentes périodes d'activité au cours de la vie imaginale, les déplacements et comportements particuliers tels accouplement et ponte qui les accompagnent ont été évalués et décrits en se référant le plus souvent possible aux données connues chez d'autres Scarabéides. L'intérêt des études présentées dans la mise au point de méthodes d'interventions adaptées à ce type d'insecte est mis en évidence par quelques exemples précis concernant *P. pleei* BL.

## INTRODUCTION

La majorité des espèces appartenant au genre *Phyllophaga* occupe le sud du Canada, la partie centrale et est des États-Unis, le Mexique et les Grandes-Antilles. Puis les espèces se raréfient en Amérique centrale et quelques-unes se rencontrent encore au Brésil. C'est dire que ce genre américain s'étend des zones tempérées aux régions tropicales de l'hémisphère nord.

L'importance des dégâts dus à nombre de *Phyllophaga* est à la mesure de leur extension. Ainsi dans l'est du Canada, les pertes dues aux Vers blancs durant les 50 dernières années se sont chiffrées à plusieurs milliers de dollars (HAMMOND, 1960). Les larves principalement de *P. anxia* LEC. et de *P. fusca* FROC. commettent des dégâts considérables certaines années dans les prairies permanentes ou les cultures de céréales, particulièrement si le sol est léger et humide (20 à 40 p. 100) (CRIDDLE, 1918; GUPY et HARCOURT, 1970); les adultes peuvent défeuiller totalement des peupliers, des chênes (HAMMOND, 1934). De même *P. rugosa* MELSH., *P. nitida* LE CONTE sont des plus nocifs dans les pépinières et les jeunes plantations de conifères du Manitoba (NAIRN et WONG, 1965).

Aux États-Unis, des dégâts de même nature dans les prairies et les champs de céréales sont dus aux larves de *P. rugosa* MELSH., *P. futilis* LEC., *P. hirticula* KNOCH. dans l'Ohio (NEISWANDER, 1963), de *P. anxia* LEC. dans le Nebraska (JARVIS, 1966), de *P. lanceolata* SAY, *P. crinita* BURM. et *P. cribosa* LEC, dans le Texas (REINHARD, 1940; DANIELS, 1966) pour ne citer que les espèces les plus importantes. Les pertes occasionnées atteignent un niveau considérable, puisque la lutte chimique dans les cultures de maïs de l'Illinois permet un bénéfice net de 15 à 25 millions de dollars suivant les années (DECKER, BRUCE et BIGGER, 1965). Cette augmentation des dégâts depuis un siècle semble liée à l'évolution des systèmes de cultures vers la monoculture sur de grandes superficies (LUGINBILL et PAINTER, 1953).

En milieu tropical, nombre d'espèces sont nuisibles à la Canne à sucre, telles *Phyllophaga crinalis* BATES et *P. sturni* BATES dans le golfe du Mexique (FLORES et ABARCA, 1961), divers *Cnemarachis* sp. à Cuba (SCARAMUZA, 1959); *P. portoricensis* SMYTH et *P. vandinei* SMYTH ont donné lieu à de telles pullulations qu'il était nécessaire de replanter la Canne à sucre chaque année à Porto Rico (WOLCOTT, 1950, MARTOREL et GAUD, 1965).

L'importance économique de ces ravageurs a justifié de nombreux travaux de recherches, principalement sur les larves, tant au point de vue systématique que biologique, écologique, éthologique, en vue d'adapter des moyens de lutte. Par contre, les travaux relatifs à l'éthologie des adultes sont moins nombreux et n'atteignent pas ceux réalisés pour d'autres Melolonthides, tels *Amphimallon majalis* RAZ (EVANS et GYRISCO, 1959; TASHIRO *et al.*, 1967, 1969) ou *Melolontha melolontha* L. en Europe (SCHNEIDER F., 1952 *a* et *b*; COUTURIER, 1967; COUTURIER et ROBERT, 1955, 1958; STENGEL et MEDIONI, 1968).

Dans le cadre des recherches effectuées en Guadeloupe sur les Scarabéides, nous avons entrepris l'étude de divers aspects de l'éthologie des adultes en choisissant *Phyllophaga pleei* BL. comme type de Melolonthide des régions tropicales humides. Les larves consomment principalement des graminées et commettent des dégâts dans les pelouses, tandis que les adultes peuvent défeuiller divers arbres, dont certains sont cultivés tels les *Sapotacées*, ainsi que les feuilles des bananiers bordant les plantations (BONFILS et OLIVIER, 1965; GRUNER, 1969). Bien que cette espèce ne constitue pas un problème économique des plus importants actuellement, son abondance et son observation relativement aisée ont déterminé ce choix.

Les insectes parfaits pullulent à certaines périodes de l'année, et les facteurs climatiques (température et pluviométrie) semblent avoir une action importante dans le déterminisme des sorties des jeunes imagos. Nous avons tenté d'en préciser l'influence.

Après sa sortie de terre, l'adulte s'envole à la tombée de la nuit en réponse à divers stimuli, et après une activité nocturne retourne s'enfouir dans des loges pour passer le jour. Nous avons suivi ces déplacements afin d'en connaître l'ampleur et la durée.

En se référant à l'état des ovaires, nous pouvons délimiter les différentes phases d'activité des femelles, auxquelles correspondent des comportements particuliers tels l'alimentation, l'accouplement et la ponte. Nous avons observé ces comportements et cherché à situer leur rôle au cours de la vie imaginale.

## A. — PÉRIODE D'ACTIVITÉ DES ADULTES DE *P. PLEEI* AU COURS DE L'ANNÉE

Dans les pays tempérés d'Amérique du nord, les adultes de *Phyllophaga* sortent au printemps, et SWEETMAN a mis en évidence dès 1931 l'importance du facteur température tant dans le déterminisme du début de la génération printanière que dans l'explication des variations journalières. La pression de l'air n'intervient en aucune façon mais le vent peut influer sur le vol des insectes lorsqu'il est très violent,

En Guadeloupe, nous pouvons rencontrer des adultes pendant toute l'année. mais leur nombre, très faible au cours des mois d'hiver augmente rapidement en début de saison des pluies (mars-avril).

### 1. — *Influence du climat*

a) *Technique d'étude.*

Ces insectes ont des mœurs nocturnes et s'alimentent au cours de la nuit aux dépens du feuillage de divers végétaux (GRUNER, 1969) tels les *Sapotacées* et le bananier. Il est aisé d'observer les dégâts caractéristiques qu'ils commettent sur ces feuilles et ainsi d'avoir un indice indirect de la présence des adultes dans la nature. Nous avons utilisé cette méthode qualitative pour définir l'aire géographique de cette espèce.

Il est plus exact de compter directement les insectes en début de nuit sur un nombre donné de bananiers ou de végétaux consommés par les adultes. Cette technique nous donne une indication de la période de pleine activité au cours de l'année mais est pratiquement impossible à réaliser chaque soir, et l'évolution de la population ne tient pas compte des importantes variations journalières qui peuvent exister.

Il est possible de suivre les sorties de terre des jeunes insectes en disposant au-dessus du sol des filets (fig. 1) suivant la technique utilisée par HURPIN (1956) dans les études de populations de *M. melolontha*. Cependant il est nécessaire de couvrir une surface suffisamment importante de foyer larvaire bien infesté pour avoir des chiffres notables : en 1971, 6 filets couvrant au total 110 m² de sol gazonné ont été nécessaires pour obtenir 714 adultes en avril et 102 en mai. Les récoltes sont manuelles sous les filets, et les insectes s'enfouissant le jour en terre, il est nécessaire d'effectuer les contrôles la nuit, au moins 4 fois par semaine, ce qui rend la technique fastidieuse. En outre les données sont difficilement comparables d'une année à l'autre en raison

de la multiplicité des biotopes de dimensions réduites qu'occupe cet insecte, limitant une reproduction de l'expérience dans des conditions strictement semblables. C'est cependant la seule méthode permettant de récupérer les adultes au cours de leur premier vol.

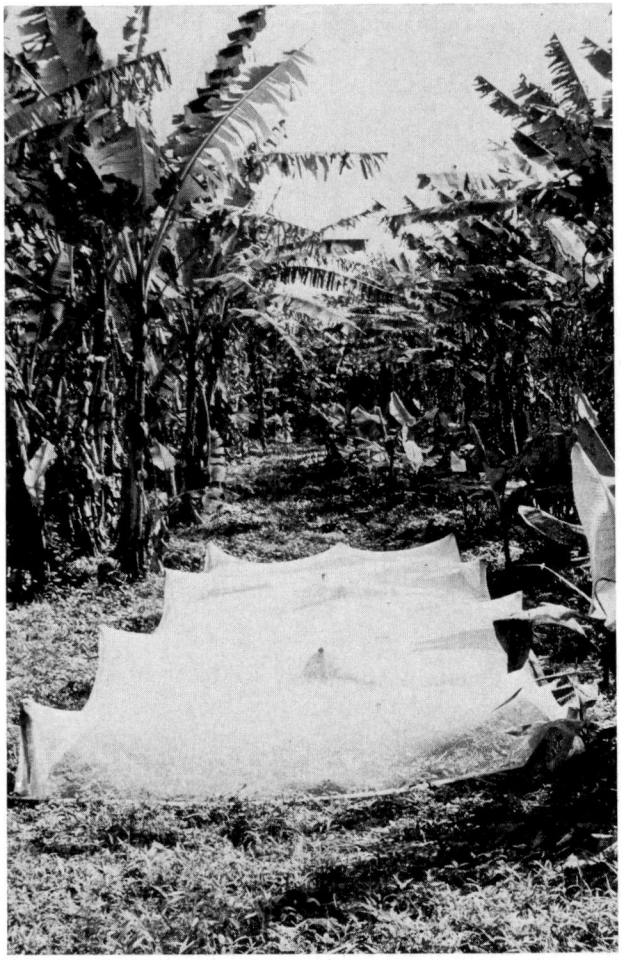


FIG. 1. — *Filet de nylon à maille carrée de 5 mm de côté tendu à 40 cm au-dessus du sol pour capturer les adultes de* Phyllophaga pleei BL. *à leur sortie de terre*

Les insectes qui volent en début de nuit étant attirés par la lumière, il est possible de recourir aux pièges lumineux. L'intensité de la lumière est un facteur à ne pas négliger, car aux fortes intensités les insectes s'immobilisent à une certaine distance de la source. La comparaison de lampes de 250 watts enrichies en rayons ultraviolets, avec des tubes bleus de 20 watts à rayons ultraviolets (pic d'émission à 440 nm), et des tubes à lumière noire de 20 watts (pic à 365 nm) a montré la nette prépondérance de ces derniers, comme TASHIRO *et al.* (1967, 1969) l'avaient signalé pour *Amphimallon majalis* et FROST (1954) dans une étude plus générale. Nous

avons constaté que le tube de lumière noire attire 5 fois plus d'insectes que la lampe de 250 W et 3 fois plus que le tube bleu.

Aussi, pour suivre l'évolution de la population adulte au cours de l'année nous avons utilisé un piège du type de celui mis au point pour le hanneton européen

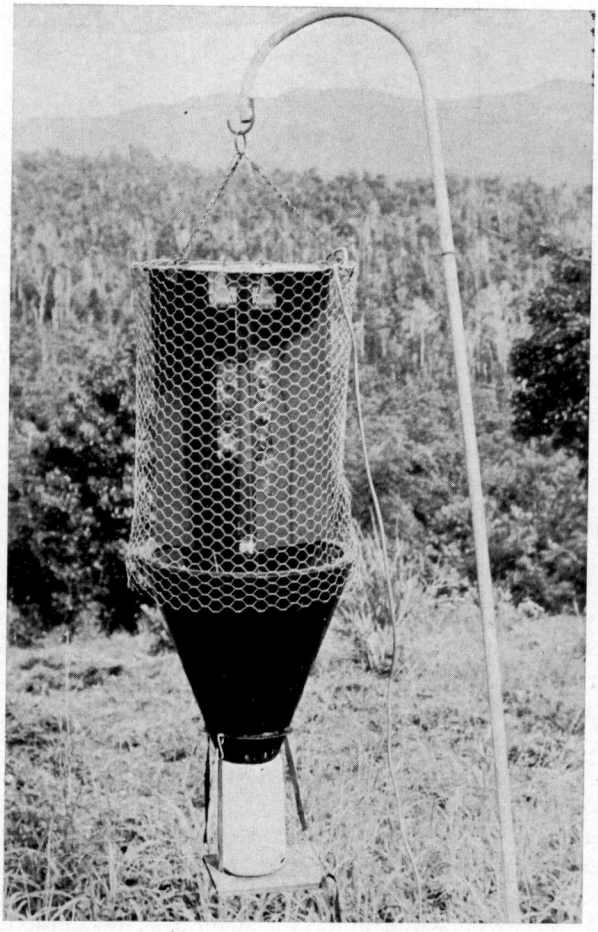


FIG. 2. — *Piège lumineux équipé en lumière noire utilisé pour récolter les Scarabéides volant chaque soir*

(FROST, 1957; TASHIRO *et al.*, 1967), à trois volets verticaux équipé d'un tube de lumière noire de 20 watts (fig. 2), et fonctionnant toute la nuit ; un grillage limite l'entrée des insectes de grande taille car ce piège n'est pas spécifique pour *P. pleei*. Les relevés sont journaliers, avec comptage des insectes par sexe et par catégorie d'âge pour les femelles.

b) *Résultats.*

Les nombres cumulés toutes les semaines d'insectes venant au piège nous donnent les profils d'activités des adultes de *Phyllophaga pleei* pour les années 1970, 1971 et la première moitié de 1972 (fig. 3). Il apparaît une similitude d'une année sur

l'autre quant à la période de pleine activité, de fin mars à début juin. Une seconde vague de sorties d'insectes, beaucoup moins importante, s'étale au cours des mois de septembre-octobre, mais elle semble moins définie dans le temps que la première.

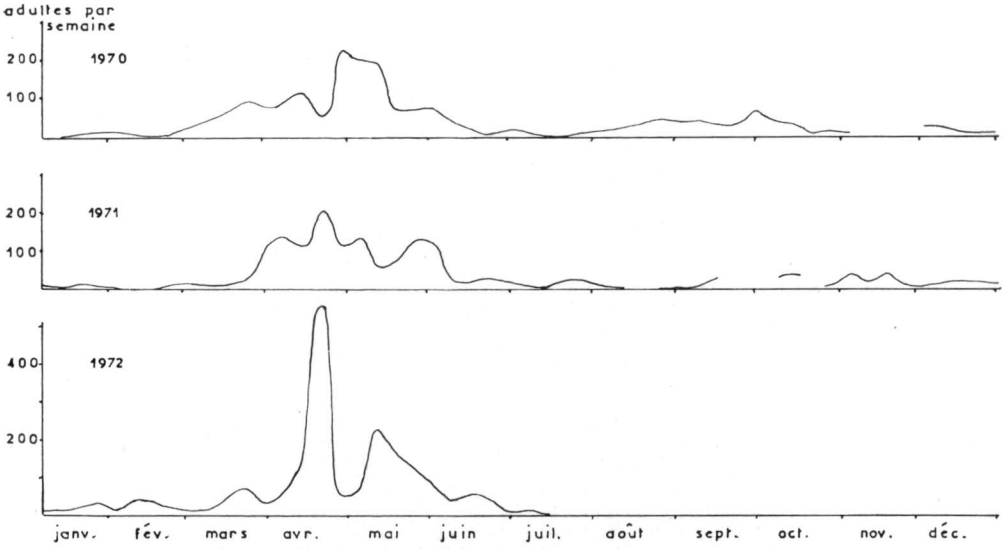



FIG. 3. — *Profils d'activité annuelle des adultes de* Phyllophaga pleei *à Duclos en 1970, 197 et 1972*

Le total des insectes venus au cours des mois de mars à juin représente : 67 p. 100 (sur 2179 insectes) en 1970 et 73 p. 100 (sur 1855) en 1971, de l'ensemble des captures de l'année. En 1972, 1984 insectes ont été pris au cours de cette même période, ce qui laisse à penser que la population globale sera supérieure à celle des années précédentes.

Pour étudier l'influence du climat sur la sortie des insectes, nous avons pris en considération les facteurs température et pluviométrie.

La température moyenne en Guadeloupe varie peu : à Duclos elle passe de 22°C en février-mars à 25°C en juin-juillet. Les températures maximales et minimales de l'air au sol et à 2 mètres sous abri météorologique, ainsi que les températures du sol à 10 et 20 cm évoluent dans le même sens que la température moyenne, l'amplitude des variations journalières étant plus amortie dans le sol. Aussi nous n'avons tenu compte que de la température moyenne.

La pluviométrie est un facteur important comme l'atteste la figure 4. A chaque pluie d'au moins quelques millimètres correspond dans la semaine qui suit une recrudescence des sorties, et ceci durant toute la période qui précède le maximum des captures. Celles-ci comprennent à la fois des hannetons qui sortent de terre pour la première fois et des *Phyllophaga* qui s'étaient réenfouis après un ou plusieurs vols antérieurs.

Il serait plus juste de ne considérer que les insectes de la première catégorie, mais il n'est guère possible de les reconnaître chez les mâles. De plus, en comparant à l'ensemble des insectes venus au piège les femelles jeunes que l'on peut distinguer par dissection, des femelles ayant des ovocytes mûrs et des femelles âgées ayant

déjà pondu, les variations sont similaires au moins jusqu'au maximum. Aussi, nous avons considéré les données globales qui ont en plus l'avantage de présenter moins de zéros.

Pour mettre en évidence une corrélation avec la température journalière ou la pluviométrie, nous avons utilisé les chiffres des captures de l'année 1972, entre le début de janvier alors que la population est nulle et le 19 avril, date où elle est maximale. HOLMAN (1968) a cependant trouvé que dans tous les cas où elle existait la liaison avec divers facteurs physiques était plus nette en prenant le logarithme des captures d'*Euetheola rugiceps* (Coléoptère *Dynastinae*). KING (1963 et 1969) a recours pour *Bothymus gibbosus* (*Dynastinae*) à des données « amorties » tenant compte des captures de la veille et du lendemain ; trois données consécutives $a$, $b$ et $c$ sont utilisées sous la forme $\frac{a + 2b + c}{4}$ pour corriger le terme $b$.

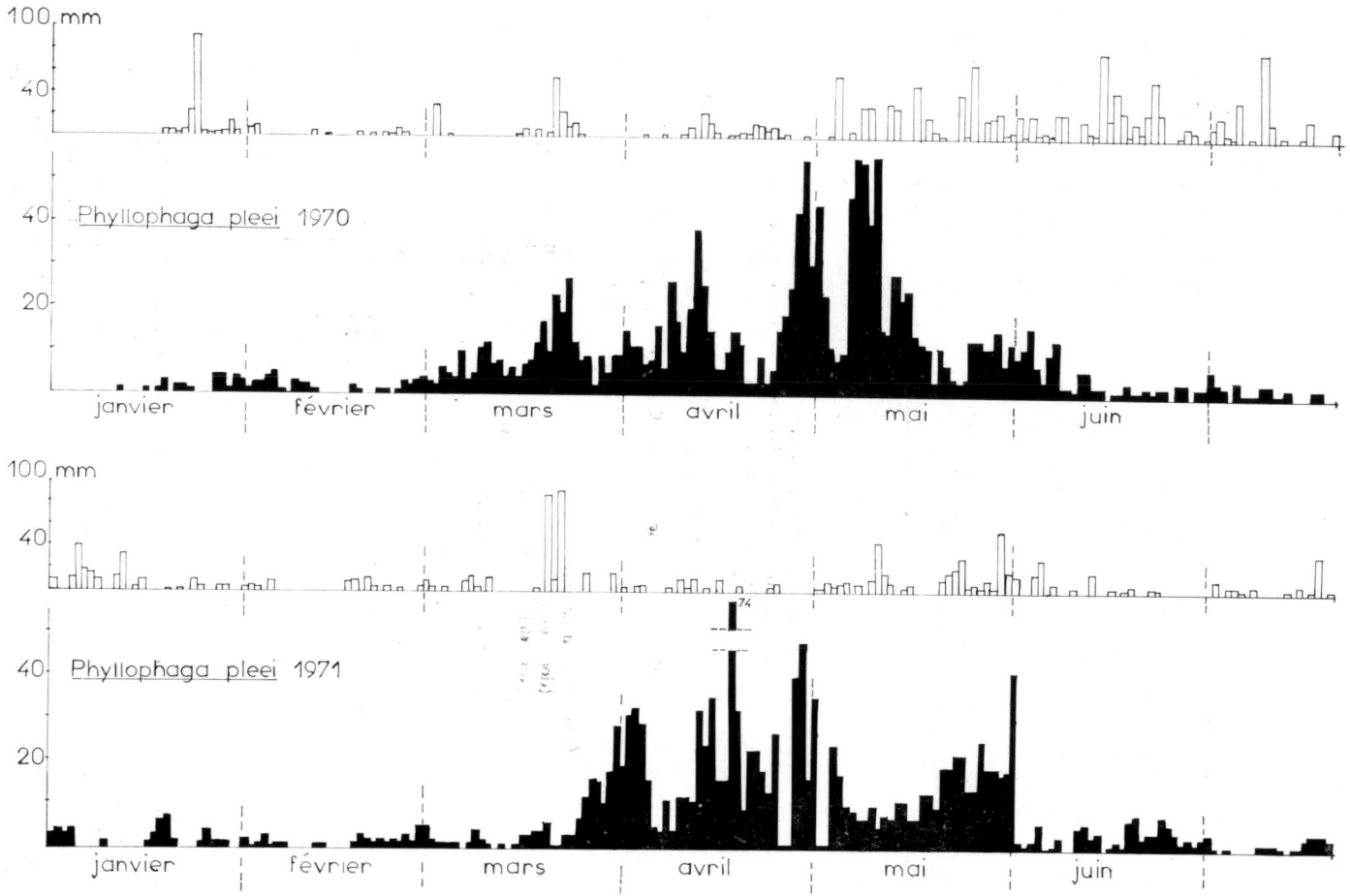
Nous avons employé pour nos calculs les captures (C) de *Phyllophaga pleei*, les données amorties des captures (Ca), ainsi que les logarithmes log (C + 1) et log (Ca + 1). Le tableau 1 résume les principales relations ainsi mises en évidence.

TABLEAU I

*Corrélations entre la température ou la pluviométrie et les captures au piège lumineux de* Phyllophaga pleei *entre le 1er janvier et le 19 avril 1972*

| Facteur physique | Captures | Coeff. de corrélation | Degré de signification |
|---|---|---|---|
| Pluie du jour en mm | $c$ | 0,022 | — |
| — (données amorties) | $ca$ | 0,181 | 0,10 |
| — (amortie) 5 jours avant | $ca$ | 0,379 | 0,01 |
| | log ($ca$ + 1) | 0,236 | 0,02 |
| — (amortie) 10 jours avant | $ca$ | 0,218 | 0,05 |
| | log ($ca$ + 1) | 0,214 | 0,05 |
| Somme spluie 5 jours précédents | $ca$ | 0,279 | 0,01 |
| Somme spluie 7 — — | $c$ | 0,408 | 0,01 |
| Somme spluie 7 — — | $ca$ | 0,413 | 0,01 |
| Somme spluie 7 — — | log ($c$ + 1) | 0,246 | 0,02 |
| Somme spluie 7 — — | log ($ca$ + 1) | 0,263 | 0,02 |
| Somme spluie 10 jours | $ca$ | 0,119 | — |
| Somme spluie 15 jours | $ca$ | 0,074 | — |
| Température moyenne | $c$ | 0,026 | — |
| — | log ($c$ + 1) | 0,177 | 0,10 |

Il apparaît que le facteur prépondérant pour les sorties de cet insecte est la pluviométrie, estimée d'après la somme des pluies tombées au cours des 7 jours précédents, ou bien d'après la pluie tombée 5 jours avant. Cela donne une idée du délai de réponse à une pluie, qui serait de l'ordre d'une semaine au cours des 3 premiers mois et demi de l'année. Le facteur température a une action secondaire plus difficile à mettre en évidence, mais ses variations sont de faible amplitude. Il est à remarquer que la transformation logarithmique des données n'est pas intéressante


100 mm
40
40
20
Phyllophaga pleei 1970
janvier
février
mars
avril
mai
juin
100 mm
40
74
40
20
Phyllophaga pleei 1971
janvier
février
mars
avril
mai
juin

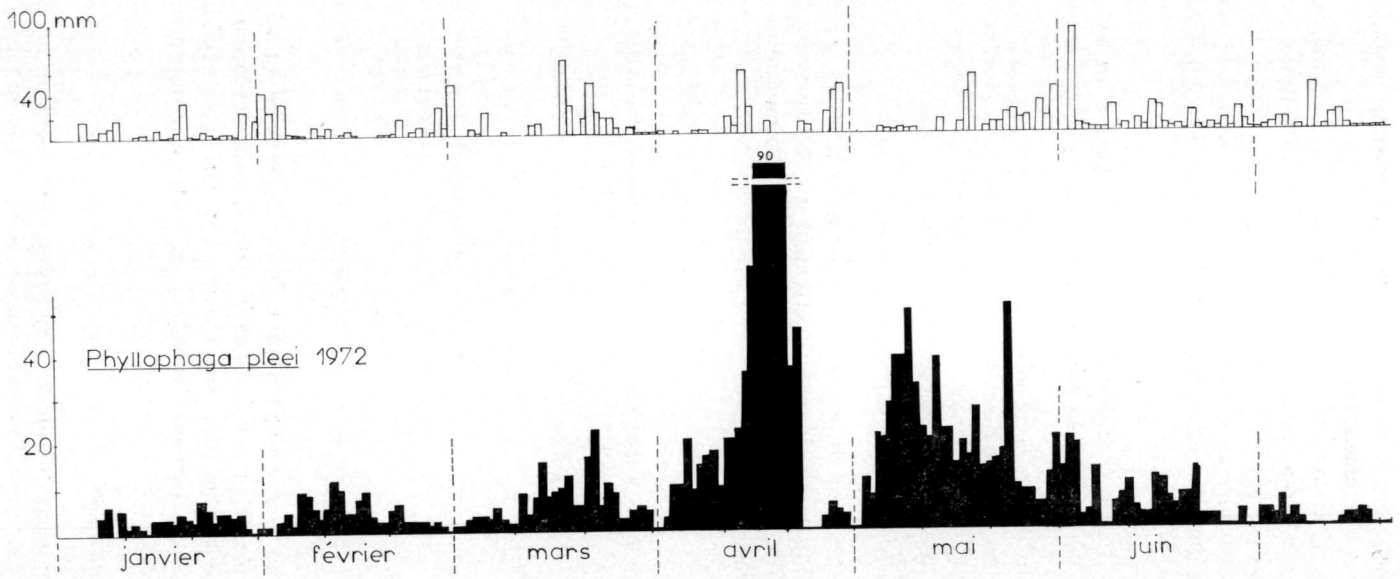



FIG. 4. — *Captures de* Phyllophaga pleei *et pluviométrie au cours des générations de printemps de 1970, 1971 et 1972*

dans les calculs de corrélation avec la pluviométrie, alors qu'elle confirme les observations de KING (1969) pour le facteur température. Par contre, l'emploi des données amorties améliore très légèrement les résultats.

Des calculs analogues avec les données de 1971 ont confirmé ces résultats.

Pour déterminer le mode d'action de ces facteurs climatiques sur les adultes, nous avons étudié au laboratoire l'influence de la température et de l'humidité du sol sur les imagos à leur naissance. Ceux-ci demeurent dans la loge nymphale avant de s'envoler pour la première fois durant un délai que nous appellerons *période de préenvol*.

### 2. — *Action de la température et de l'humidité du sol sur la période de préenvol*

Des insectes issus d'élevage au laboratoire sont placés par 5 couples dans une enceinte cylindrique en polyéthylène contenant 3 litres de terre d'humidité connue et un morceau de feuille de bananier servant d'aliment aux insectes sortis de terre. Chaque nuit à 21 heures ces derniers sont retirés du dispositif.

a) *Action de la température.*

De telles enceintes sont disposées à trois températures, 19, 24 et 29°C, c'est-à-dire dans des conditions qui dépassent nettement les variations que l'on rencontre dans la nature, dans le but d'amplifier le phénomène. L'humidité de la terre peut être considérée comme constante.

TABLEAU 2

*Action de la température sur la durée de préenvol en jours*
(humidité de la terre : 30 p. 100)

| Température °C | Nombre d'insectes | Durée de préenvol |
|---|---|---|
| 19 | 30 | 28,0 (10-43) |
| 24 | 37 | 23,5 (7-58) |
| 29 | 34 | 15,4 (5-58) |

D'après le tableau 2, une augmentation de la température du sol entraîne une diminution de la durée de préenvol. Dans la nature, l'augmentation de la température moyenne entre mars et juin est inférieure aux variations expérimentales que nous avons utilisées, mais permet d'expliquer en partie le groupement des sorties des adultes à cette époque.

b) *Action de l'humidité du sol.*

Les sols de l'aire géographique de *Phyllophaga pleei* sont en majorité des sols rouges ferralitiques ; leur taux d'humidité passe de 15 p. 100 en pleine saison sèche à 30 et 45 p. 100 après des pluies de 100 et de 200 mm, dans les 20 premiers centimètres.

A partir d'une terre à 15 p. 100 d'humidité, nous avons observé les sorties des insectes en simulant une pluie d'intensité et de date variables par des arrosages contrôlés. Les enceintes étant fermées de façon hermétique, nous avons considéré que le taux d'humidité a varié dans des proportions négligeables.

TABLEAU 3

*Durée en jours de la période de préenvol suivant l'humidité du sol, les délais étant comptés à partir de la formation de l'imago*

Température : 24°C

| Humidité du sol en % du poids du sol | Nombre d'insectes | Durée de préenvol | Différence significative avec le témoin |
|---|---|---|---|
| Témoin : terre à 15 % ..... | 37 | 23,5 (7-58) | |
| + 15 % d'eau le 10e jour..... | 29 | 17,0 (5-40) | + à 1 % |
| + 15 % — 15e — ..... | 29 | 17,0 (8-25) | + à 1 % |
| + 15 % — 20e — ..... | 28 | 21,6 (12-47) | — |
| + 30 % — 15e — ..... | 20 | 17,1 (6-37) | + à 1 % |

Le tableau 3 indique qu'un apport d'eau accélère le processus de maturation et amène l'insecte à sortir de terre et prendre son vol, si cet apport a lieu les 15 premiers jours qui suivent la mue imaginale. L'effet est le même que l'augmentation soit de 15 ou de 30 p. 100 d'eau.

Ce phénomène d'accélération de l'évolution des jeunes adultes avec l'accroissement de l'humidité du sol permet d'expliquer en partie leur rapide apparition sur les lieux de nourriture ou au piège lumineux dès la reprise des pluies. Si nous comparons les résultats obtenus suivant les sexes, il apparaît une légère différence, la durée de préenvol étant inférieure chez les mâles de 1 à 3 jours selon les individus. Ceci explique le fait qu'au piège lumineux les mâles précèdent de 1 à 2 jours les femelles, les maximum et minimum de captures étant décalés du même délai.

Des observations analogues ont été faites sur *Pleocoma* sp. (*Geotrupinae*) (Ellertson et Ritcher, 1959) : les adultes de *P. minor* d'un verger irrigué sont sortis plusieurs jours avant ceux d'un verger voisin non irrigué.

On ne doit pas exclure d'autre part une répercussion de l'humidité du sol sur les larves âgées et sur les nymphes. L'année 1971 a été marquée par une sécheresse, accentuée notamment au cours de la saison sèche qui précède les sorties d'adultes, or on a enregistré un nombre moindre d'insectes dans les pièges.

Ces observations vont dans le sens de celles réalisées entre 1916 et 1944 aux États-Unis sur le hanneton japonais *Popilia japonica* Newn. (Hawley, 1949) : les étés dont la pluviométrie était faible (inférieure à 250 mm pour juin, juillet et août) ont entraîné une diminution de la population larvaire et adulte l'année suivante.

### 3. — *Conclusions*

Dans les régions continentales et tempérées, le facteur principal conditionnant la sortie des Melolonthides est la température, comme Hurpin (1956) l'a montré

pour *Melolontha melolontha* L. en France, et SWEETMAN (1931) pour divers *Phyllophaga* sp. aux États-Unis.

En climat tropical les variations de températures sont faibles au cours de l'année, et l'on distingue plutôt les saisons suivant qu'elles sont sèches ou humides. Ce facteur pluviométrie est prépondérant tant sur les végétaux que sur la faune. L'influence de la reprise des pluies sur le début d'activité des adultes est d'autant plus nette que saison sèche et saison humide sont plus tranchées. Ainsi en Guadeloupe *Phyllophaga pleei* BL. occupe la partie de l'île exposée aux alizés et à la pluie, et bien que la distinction des saisons ne soit pas très accusée, nous avons pu mettre en évidence le rôle de ce facteur dans le déterminisme des sorties. Une autre espèce, *Phyllophaga patrueloides* PA. se développe dans la partie sèche de l'île, où les écarts entre les saisons climatiques sont plus marqués. La période d'activité des adultes de cette espèce est courte et dure 3 à 4 semaines seulement, dès que les premières pluies sont tombées.

Chez l'espèce étudiée ici, le facteur pluviométrie règle la durée de la période de préenvol par l'intermédiaire de l'humidité du sol, et le délai de réponse à une chute d'eau est d'une semaine. La température a un rôle moins important à cette période de la vie de l'insecte, toutefois ses variations éventuelles agissent sur la durée de la phase souterraine de préenvol.

Ces observations confirment celles de RAO (1964-1968) en Malaisie : les adultes de divers Melolonthides dont *Lachnosterna bidentata* restent dans la loge nymphale jusqu'à ce que la période sèche cesse et que la pluie humidifie le sol.

## B. — RYTHMES JOURNALIERS D'ACTIVITÉ

A leur sortie de terre, les jeunes insectes s'envolent vers les lieux de nourriture au début de la nuit, en réponse à divers stimuli tels que la lumière, le profil du paysage. Ils sont actifs la nuit sur les arbres et arbustes dont ils consomment les feuilles puis retournent au matin dans des loges creusées dans le sol. Nous avons suivi ce rythme journalier afin d'en expliquer divers aspects et d'en montrer l'importance.

### 1. — *Activité nocturne*

a) *Heures et rythmes des envols.*

Chaque soir, les insectes quittent les loges dans le sol et s'envolent lorsque la nuit est déjà tombée. L'heure des premiers envols est pratiquement toujours la même autour de 19 heures, et se modifie en même temps que le coucher du soleil. L'écart entre le moment du premier envol et l'heure légale du coucher du soleil reste constant et est de 38 mn en moyenne (32-49) (fig. 5).

Nous avons suivi le rythme des envols par observation directe des insectes réunis dans un bac rempli de terre et placé dans une prairie dégagée. La figure 6 présente 2 exemples de rythmes d'envols du soir, parmi les 18 répétitions effectuées en 1970 : le nombre de vols s'accroît rapidement 5 à 10 mn après le premier départ, 80 p. 100 s'étant produits au bout de 3/4 d'heure, 90 p. 100 au bout d'une heure. Les irrégularités observées le soir du 16 avril sont liées à la présence d'une pleine lune

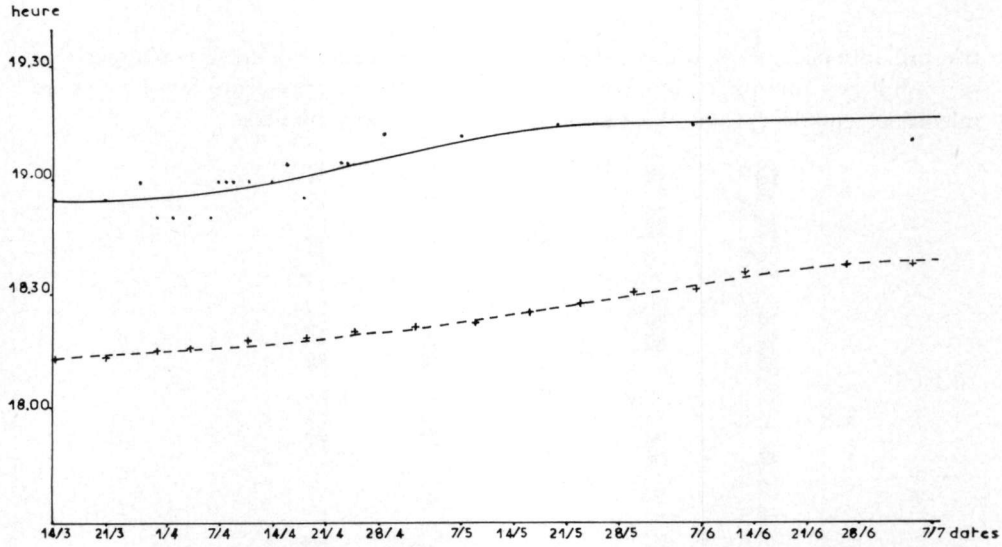



FIG. 5. — *Comparaison de l'heure du 1er envol de* P. pleei *le soir* (trait plein) *à celle du coucher du soleil* (trait tireté)

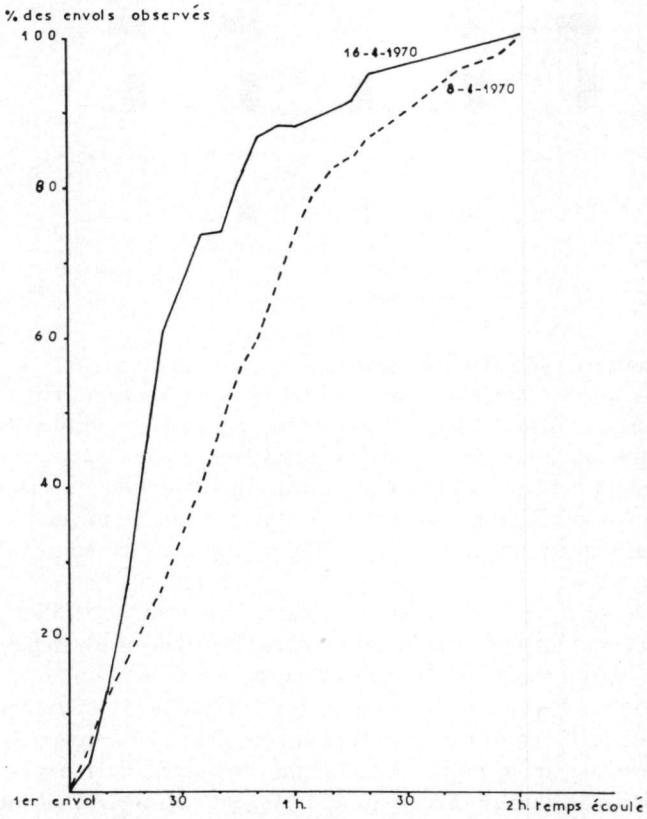



FIG. 6. — *Rythme des envols du soir des adultes de* Phyllophaga pleei BL.

très brillante masquée par moment par le passage de nuages ; sa brusque réapparition se traduit par une forte augmentation de l'éclairement (supérieure à 1 lux) et un ralentissement du rythme des envols pendant plusieurs minutes.

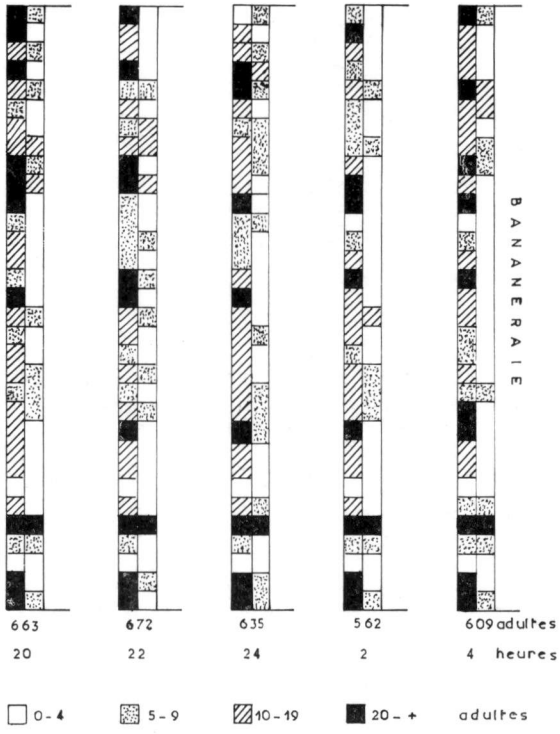



FIG. 7. — *Dénombrement toutes les 2 heures de* P. pleei *sur 2 rangées de bordure d'une bananeraie à Neufchateau* (nuit du 12 au 13 mai 1967)

Pour déterminer les déplacements des insectes au cours de la nuit, nous les avons comptés sur des feuilles de bananier toutes les 2 heures à partir de 20 heures, c'est-à-dire après la période des envols du soir. La figure 7 illustre un exemple de comptage réalisé sur 2 rangées de 32 bananiers bordant une plantation. Le nombre de *Phyllophaga* sur chaque plant reste pratiquement le même au cours de la nuit, c'est dire que les envols sont rares entre 20 h et 4 heures du matin. Les insectes s'alimentent pendant toute la nuit, et même des pluies importantes ne les font pas se déplacer.

A l'arrivée du jour, les insectes s'envolent à nouveau pour aller s'enfouir dans le sol. Ils quittent tous le site alimentaire dans un délai qui ne dépasse pas 15 mn, et les premiers partent alors que la nuit est encore noire (4 h 50), à 50 mn de l'heure légale du lever du soleil (derniers vols à 35 mn de cette heure officielle).

Le fait que matin et soir les premiers envols aient lieu à heure fixe suggère que la lumière constitue un stimulus fondamental. Les autres facteurs tels la température et l'humidité de l'air au niveau du sol changent rapidement en fin d'après-midi, mais n'évoluent plus guère au moment des envols.

b) *Rôle de la lumière dans les envols.*

Les adultes d'*Amphimallon majalis* RAZ. volent le soir lorsque l'intensité de la lumière devient inférieure à un seuil, et c'est l'intensité qui est le facteur déterminant (EVANS et GYRISCO, 1956). Par contre les adultes de *M. melolontha* L. répondent plutôt à la variation du spectre lumineux (COUTURIER et ROBERT, 1965 ; COUTURIER, 1967). Chez cette espèce la présence de radiations bleues (477 nm) inhibe l'action stimulante des radiations proches des ultraviolets (426 nm), ainsi que celle des radiations de longueurs d'onde inférieure (372 et 328 nm).

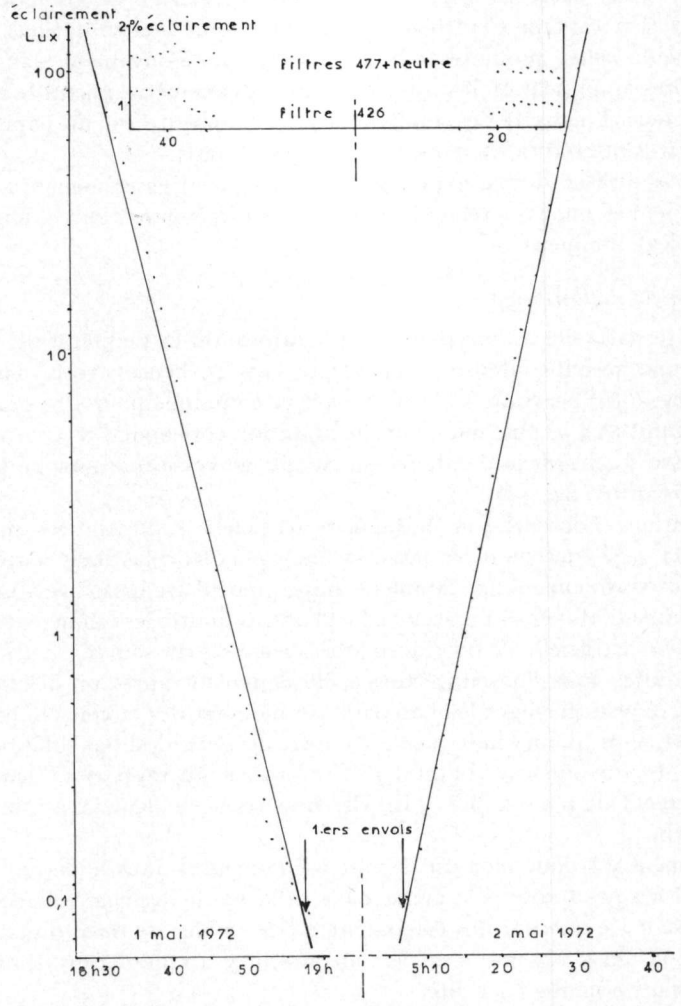



FIG. 8. — *Mesure de l'éclairement à la tombée de la nuit et au lever du soleil, et importance relative des rayons de 477 nm et de 426 nm* (nuit du 1er au 2 mai 1972 à Duclos). Chaque point correspond à une mesure

A l'aide d'une cellule au sélénium sensible également aux rayons ultraviolets nous avons examiné l'évolution de la lumière en fin de journée ainsi qu'au lever du jour, l'éclairement étant mesuré au luxmètre, ou grâce à un microampèremètre,

plus sensible. Le crépuscule et l'aurore sont des phénomènes très rapides en milieu tropical, et l'éclairement passe (le 1er mai 1972) de 1 000 lux à 18 h 05 à 0,1 lux à 18 h 53 soit 50 minutes plus tard (fig. 8). Il en est de même le matin ; un éclairement de 0,1 lux à 5 h 05 est déjà de 100 lux 25 minutes plus tard. Au moment de l'envol des adultes de *P. pleei*, il est de l'ordre de 0,1 lux, tant le soir qu'au matin.

En vue de vérifier l'importance de l'intensité lumineuse et de la composition spectrale dans le déterminisme des envols, nous avons enregistré les réactions des insectes au moyen d'un actographe mis au point par le laboratoire de Physiologie acoustique de Jouy-en-Josas (I. N. R. A.) pour les études de comportement de *M. melolontha*. Un capteur électro-acoustique insensible aux vibrations transmises par l'air recueille celles produites par les insectes en mouvement dans une cage grillagée et après amplification les transmet à un galvanomètre jouant le rôle d'oscillographe scripteur. L'activité des adultes est ainsi transcrite sur un papier à enroulement continu (COUTURIER, ANTOINE et ANDRIEU, 1961).

Les insectes utilisés (10 par expérience) appartenaient généralement aux 2 sexes, et étaient de jeunes imagos prélevés la veille soit directement sur le feuillage, soit capturés au piège lumineux.

— *Valeur de l'éclairement.*

En lumière naturelle à l'intérieur du laboratoire où la température reste constante (23°C) une activité intense se manifeste vers 19 heures, correspondant aux vols du soir (fig. 9 A). Au cours de la nuit, l'activité diminue pour être pratiquement nulle entre minuit et 4 h, puis une nouvelle agitation correspond aux vols du matin, vers 5 h, suivie d'un réflexe d'enfouissement qui ne cesse que lorsque les insectes sont dans l'obscurité (fig. 9 D).

Les conditions d'obscurité et de lumière artificielle sont étudiées en disposant au-dessus de la cage contenant les insectes une cloche en plastique souple noir sur un bâti de bois surmontée d'une lampe de loupe binoculaire branchée à un rhéostat. Les rayons lumineux traversent une cuve d'eau afin de limiter les échanges thermiques.

Une lumière artificielle de 600 lux inhibe les envols du soir (fig. 9 B), et si nous mettons les adultes dans l'obscurité totale, ils s'envolent après un délai de 10 mn. En diminuant progressivement l'éclairement au moment des envols, 20 lux suffisent pour les inhiber, alors qu'un éclairement de l'ordre de 1 lux n'est pas suffisant (fig. 9 C). Il est possible de provoquer le vol du matin en avance par rapport à l'heure normale par un éclairement de 0,9 lux (fig. 9 E) : les insectes s'envolent ici à minuit au lieu de 5 h du matin.

L'éclairement est donc bien un facteur prépondérant dans le déterminisme des envols, mais il n'a pas toujours le même effet. A la fin de la phase éclairée la photoinhibition n'est levée que par des éclairements très faibles ou nuls (obscurité), alors qu'à la fin de la phase obscure c'est le contraire, il y a stimulation des vols par la lumière ; l'obscurité inhibe l'activité.

— *Rythme interne.*

Si au lever du jour les insectes sont maintenus dans l'obscurité au moyen de la cloche noire placée sur le dispositif, nous observons une activité intense de 4 h 30 à 5 h, c'est-à-dire à l'heure habituelle des vols matinaux, et ceci malgré l'absence de stimulus lumineux.

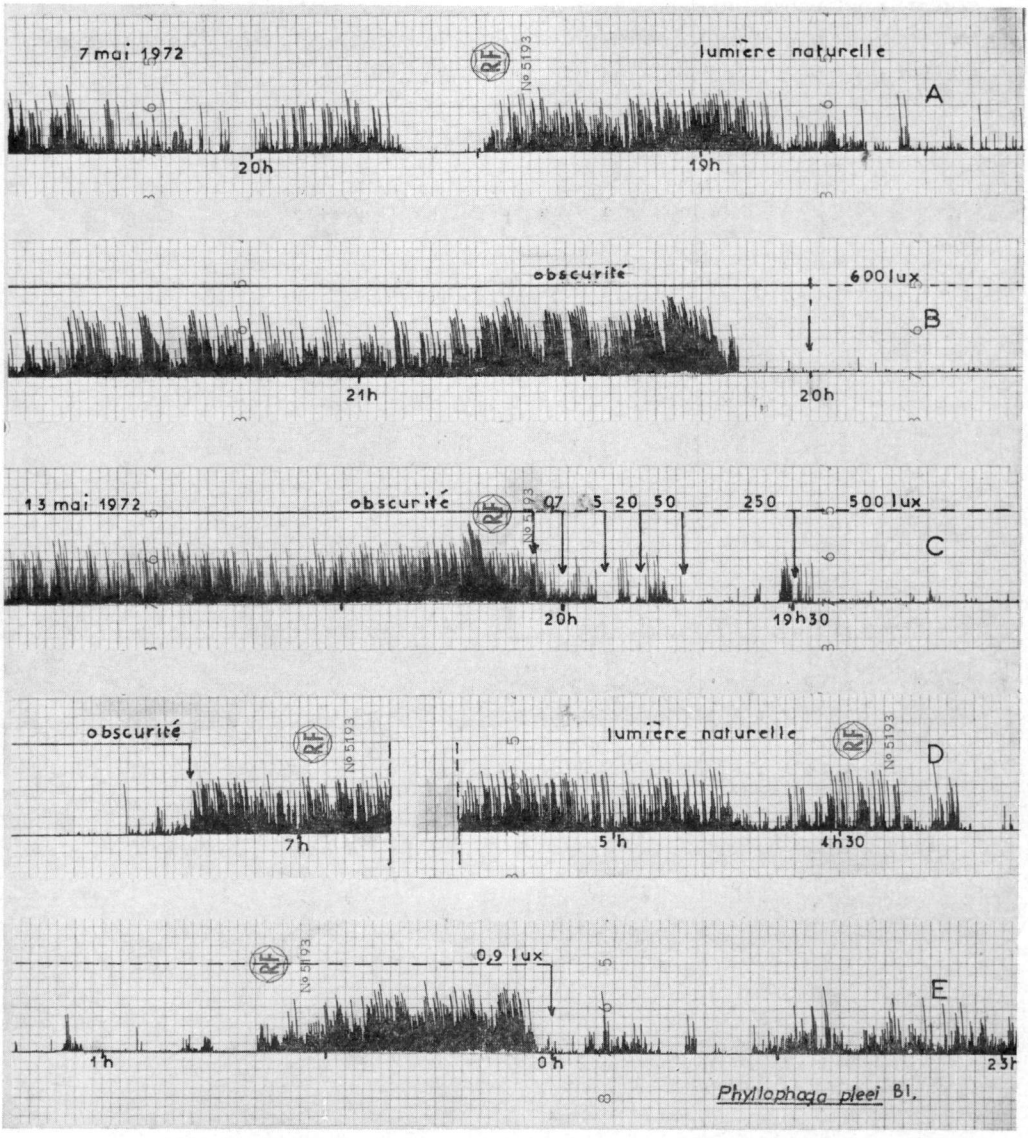



FIG. 9. — *Effets de l'intensité lumineuse sur les envols de* Phyllophaga pleei

A. En lumière naturelle, les vols du soir débutent vers 18 h 50 et sont abondants durant trois quarts d'heure.
B. Une lumière de 600 lux inhibe ces envols qui reprennent 10 minutes après que les insectes aient été placés dans l'obscurité.
C. En diminuant progressivement la lumière, 20 lux suffisent pour inhiber les vols du soir alors que 0,7 lux ne suffisent plus.
D. Après une période d'activité faible au cours de la nuit, les vols du matin se manifestent vers 5 h. Ensuite les insectes cherchent à s'enfouir et restent actifs dans le dispositif expérimental jusqu'à ce qu'ils soient mis dans l'obscurité.
E. Il est possible de provoquer artificiellement les envols du matin à minuit avec une lumière de 0,9 lux.

En plaçant des insectes à des heures variables dans l'obscurité et en les y maintenant, nous constatons qu'ils entrent en activité d'autant plus rapidement qu'ils ont été dans le noir à une heure plus tardive de la journée c'est-à-dire plus proche de celle des vols du soir en conditions naturelles (tabl. 4).

TABLEAU 4

*Heure des premiers vols du soir de* P. pleei
*en fonction de l'heure de la mise en obscurité*

| Heure de mise en obscurité | Heure du début d'activité | Délai |
|---|---|---|
| 7 h 30 | 13 h | 5 h 30 |
| 12 h | 15 h 30 | 3 h 30 |
| 14 h | 17 h | 3 h |
| 17 h 40 | 18 h | 10 mn |
| Lumière naturelle | 18 h 55 | |

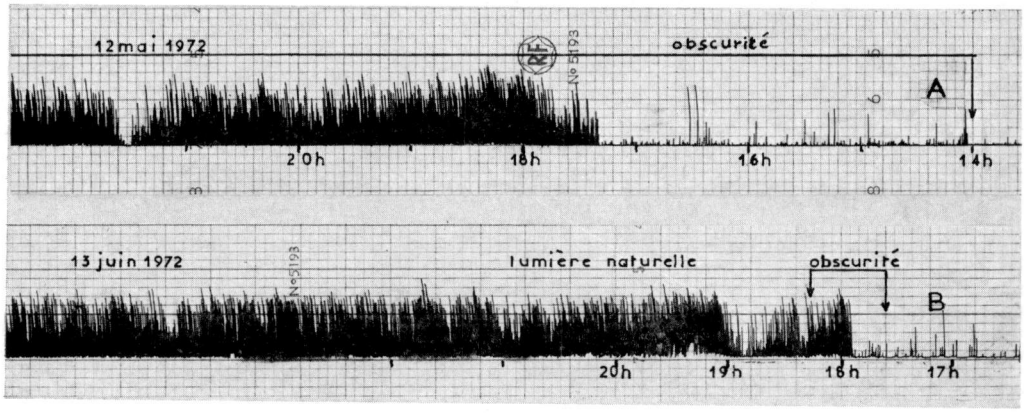



FIG. 10. — *Rythme interne chez* Phyllophaga pleei

A. Des insectes placés dans l'obscurité à 14 h s'envolent 3 h après.
B. Des insectes placés dans l'obscurité à 17 h 40 s'envolent 10 mn après. Replacés à la lumière naturelle de 20 lux, l'activité est inhibée jusqu'à l'heure normale.

Des insectes soumis à l'obscurité à 17 h 40, se sont envolés, quelques minutes plus tard (fig. 10 B) ; replacés à la lumière naturelle, ils ont attendu l'heure habituelle pour prendre leur vol, ceci confirme le rôle de l'intensité de la lumière, et suggère l'existence d'un rythme interne rendant les insectes plus sensibles au stimulus lumière au fur et à mesure que l'heure habituelle approche. Si l'envol du soir interrompu a pu être repris 40 minutes plus tard, il n'en est pas de même pour le vol du matin. Chez les insectes mis en présence d'une lumière de 0,9 lux (fig. 9 E), l'envol est provoqué, puis il apparaît une période de calme qu'une phase d'obscurité suivie d'un éclairement de 0,9 lux une seconde fois, 3 heures après la première ne perturbe pas.

En remplaçant la nuit de 19 h à 5 h par une obscurité artificielle de 14 h à 24 h suivie d'un éclairement de 9 lux, le rythme interne se modifie et les envols du soir se produisent à 17 h les 2 premiers soirs, 15 h 30 le 3e.

Toutes les expériences permettent de conclure à l'existence nette d'un rythme interne qui est synchronisé par la photopériode, ainsi que le montrent les expériences de photopériode décalée.

Nos observations nous amènent à penser que *Phyllophaga pleei* s'apparente plus du point de vue rythme des vols aux *Melolonthides* L. du type *Amphimallon majalis* RAZ., *A. solstitialis* L. et *Rhizotrogus aestivus* OL. chez lesquels COUTURIER et ROBERT (1965) et EVANS et GYRISCO (1958) ont montré la présence d'un seuil lumineux à partir duquel les insectes prenaient leur vol, ainsi que d'un rythme interne.

c) *Orientation et hauteur des vols.*

Le jeune adulte à la sortie de terre se dirige vers un site alimentaire (vol dit préalimentaire) en réponse à certains stimuli visuels ou olfactifs. Après s'être réenfoui pour passer la journée, son second envol du soir ira donc du site où il a passé le jour

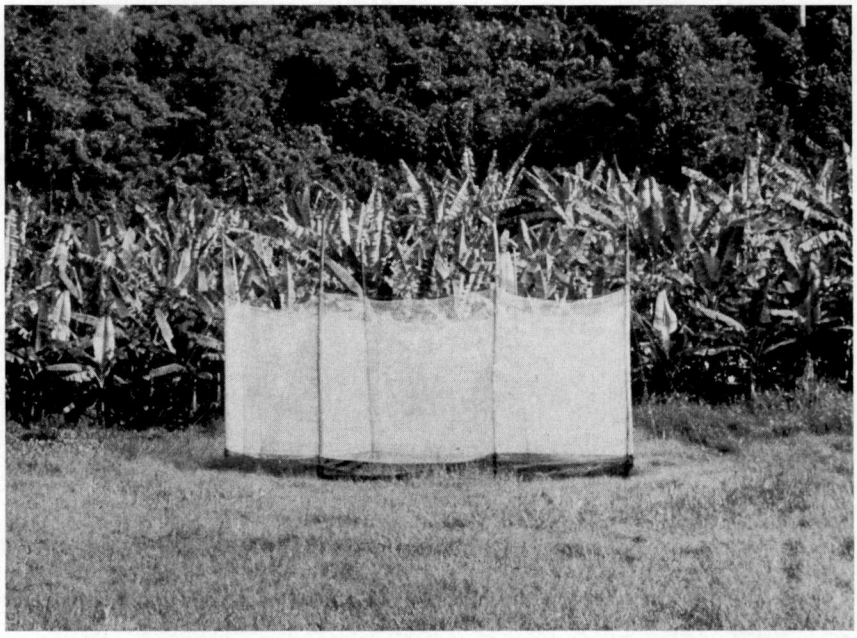


FIG. 11. — *Dispositif permettant la capture d'insectes s'envolant d'un point donné, en vue d'étudier la direction et la hauteur du vol*

au site alimentaire de la veille ou à un nouveau, en réponse soit à des stimuli du type de ceux de la veille, soit en fonction d'une direction acquise comme cela été montré pour l'adulte de *Melolontha melolontha* L. (COUTURIER et ROBERT 1955 et 1958). Mais le hanneton commun vole à une heure où il est possible de l'observer directement et par conséquent de noter sa direction, de l'intercepter éventuellement ; ce n'est pas le cas de *Phyllophaga pleei*. Aussi, nous avons eu recours à des lâchers

d'insectes au centre d'un filet à mailles de 5 mm tendu verticalement sur une hauteur de 3 mètres selon un octogone de 3 mètres de rayon. Les insectes ont suffisamment d'espace pour s'envoler, tourner en spirale afin de s'orienter puis sont récupérés sur le filet si la hauteur de vol est inférieure à trois mètres (fig. 11). Il nous est ainsi possible d'avoir des données tant sur la hauteur de vol que sur sa direction, en fonction de la silhouette du paysage, de l'origine, du sexe et de l'âge des insectes lâchés.

La plupart de nos expériences ont été réalisées avec des adultes récoltés sur les lieux de nourriture la veille et gardés au laboratoire dans des cages avec des feuilles de bananier comme aliment.

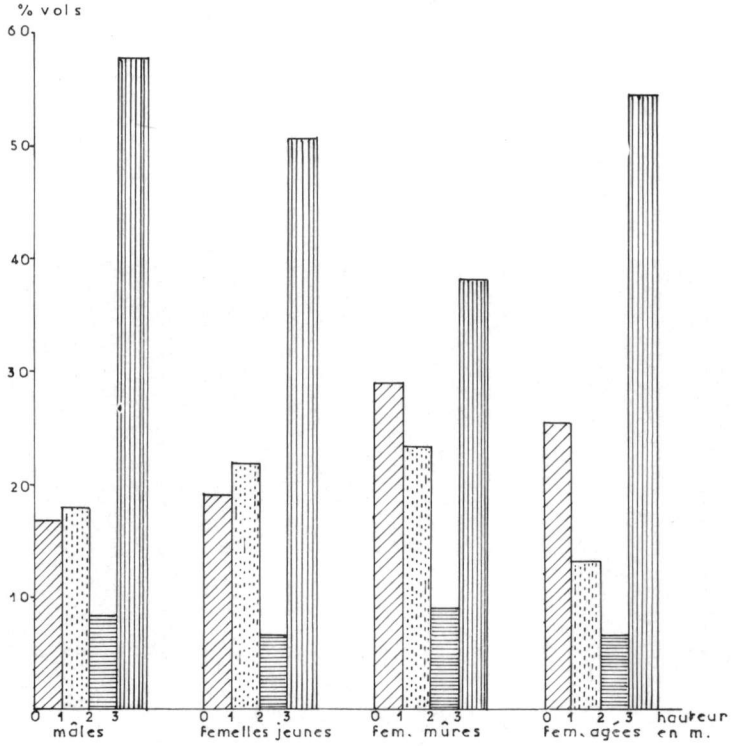



FIG. 12. — *Hauteur de vol en fonction du sexe et de l'âge des insectes*
Ceux-ci arrivant vers le haut du filet (bande 2 à 3 m) ont tendance à s'élever et passer par-dessus, d'où un nombre peu élevé de captures sur cette bande

Sur les 780 insectes lâchés en notant le sexe et l'âge des femelles, en avril et mai 1970, 370 ont été soit recapturés sur le filet, soit notés s'envolant par-dessus. Bien que la moitié des insectes soient passés au-dessus du filet, les résultats présentés figure 12 montrent que :

— Les mâles volent généralement plus haut que les femelles
— les jeunes femelles ont un vol proche de celui des mâles ;
— les femelles « mûres » dont les ovaires sont chargés d'ovocytes, volent plus bas ;
— celles qui ont déjà commencé à pondre s'envolent soit en hauteur, soit près du sol.

D'autre part, l'orientation prise par les insectes est indépendante du sexe et de leur âge.

Pour vérifier si une orientation est acquise, nous avons comparé les lâchers d'adultes de plusieurs origines. Il est difficile de trouver des biotopes de grande dimensions comme dans le cas du Hanneton commun, du type plaine-lisière de forêt, où une direction principale des vols est aisément repérable. Nous avons cependant pu utiliser des insectes originaires d'un biotope de ce type et comparer les orientations prises avec celles d'adultes provenant d'un biotope formé d'arbres dispersés dans une prairie, où toutes les directions de vol existent. D'après la figure 13 A et B, les résultats obtenus sont semblables de façon significative au seuil de 2 p. 100 ce qui élimine l'hypothèse d'une direction acquise.

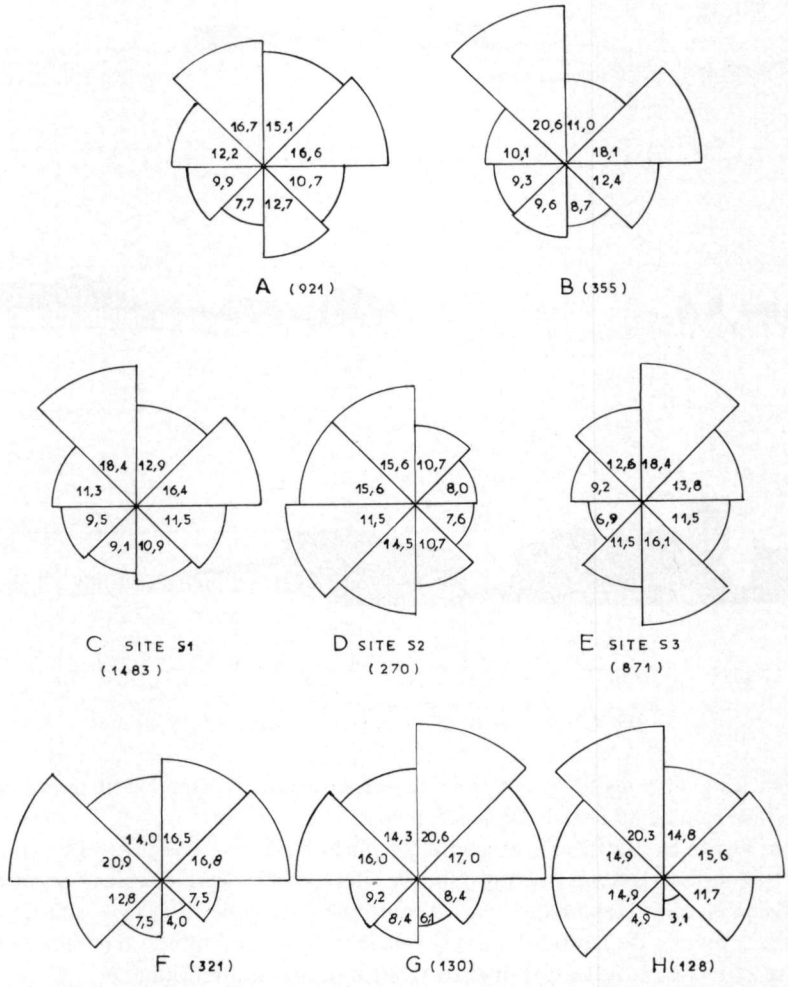



FIG. 13 .— *Orientation du vol de* P. pleei *en pourcentage de recaptures sur les côtés du filet selon l'origine des insectes* (lisière A, arbres dispersés B), *selon le site des lâchers* $S_1$, $S_2$ ou $S_3$ *et selon qu'ils sont normaux* (F) *ou qu'ils ont des antennes coupées* (G) *ou les yeux peints* (H)

Les chiffres entre parenthèses correspondent aux nombres totaux de recaptures

Nous avons confirmé ce fait en effectuant des lâchers simultanément en des sites différents : les directions de vol diffèrent de façon significative (fig. 13 C à E) ; les insectes au moment de leur envol réagissent donc à des stimuli locaux qui peuvent être la direction du vent, celle du coucher du soleil ou la silhouette du paysage environnant.

Des lâchers effectués à diverses dates au cours de la période d'activité des adultes nous donnent des résultats équivalents.

Les résultats des captures d'insectes sur les côtés des filets entourant chaque point de lâchers étant différents de façon significative, nous avons tenté de caractériser les directions attractives (fig. 13 C à E et fig. 14).

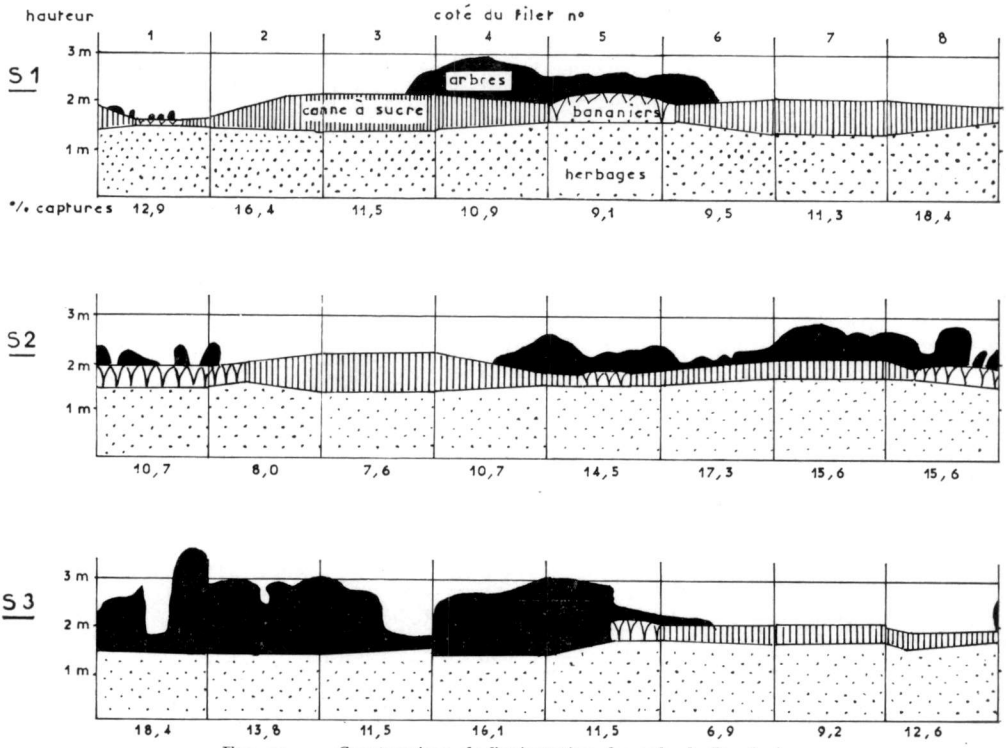



FIG. 14. — *Comparaison de l'orientation des vols de* P. pleei *et de la silhouette du paysage dans trois sites* $S_1$, $S_2$, $S_3$

Dans les 3 sites les filets ont la même orientation ; le vent vient par le côté n° 2 et le soleil se couche à l'horizon du côté n° 6.

Dans le site $S_1$, les faces 8 et 2 sont les plus attractives avec respectivement 18,4 et 16,4 p. 100 d'insectes recapturés sur les filets après s'être envolé, sur un total de 1 433. Ils présentent les mêmes caractéristiques, soit une ligne fuyante de canne à sucre vers 2 mètres de hauteur. Les côtés 3 et 7 sont semblables avec une ligne horizontale à 2 mètres, et autant d'insectes vont dans ces 2 directions.

Dans le site $S_2$, les côtés les plus attractifs sont ceux qui présentent une ligne d'horizon d'arbres aux feuillages sombres sur un fond de ciel plus lumineux par le coucher de soleil (côtés 6-7-8).

Le site $S_3$ est très différent des autres, par la présence proche de gros massifs d'arbres. Une échancrure marquée dans ces arbres caractérise le côté n° 1, le plus attractif ; bien que l'horizon du côté n° 4 soit très haut, il présente une limite verticale nette, proche du côté 3 dont l'horizon est plus éloigné. Cette notion d'éloignement de l'horizon semble des plus importantes, une limite de perception de l'adulte existerait, l'entraînant à s'orienter vers les objets les plus proches, ou parmi ceux-ci, vers ceux qui ont des contours les plus nets. Le fait que, dans les 3 cas, les résultats concernant le côté exposé au vent soient différents nous permet de conclure que ce facteur n'est pas prépondérant dans le déterminisme de la direction de vol. La présence d'une région plus lumineuse du ciel en raison du coucher du soleil, si elle peut permettre une meilleure différenciation des lignes d'horizon en tout début de nuit, semble plutôt avoir une influence sur le rythme des envols, avec la présence ou le passage de nuages.

Afin de vérifier si le stimulus est de nature olfactive ou visuelle, nous avons repris ce type d'expérimentation en 1972, en libérant en même temps que des insectes normaux pris comme témoins, des adultes dont on avait au préalable soit coupé les antennes, soit couvert les yeux au moyen d'une peinture argent à l'acétone. Le dénombrement des insectes recapturés sur les différents côtés du filet (fig. 13 F à H, tabl. 5) montre qu'il n'y a pas de différence significative (à 1 p. 100), entre les témoins et les adultes sans antenne.

Bien que de nombreux adultes rendus aveugles ne s'envolent pas et soient retrouvés sur le sol autour du point de lâcher, les 128 recaptures sur le filet se répartissent entre les diverses faces du dispositif, ce qui indique que les vols se font au hasard chez les insectes ainsi opérés.

TABLEAU 5

*Comparaison de l'orientation d'adultes de* P. pleei *normaux, sans antenne ou avec les yeux peints*

| Conditions | Totaux des captures par côté | | | | | | | | | Test | Signification (%) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | total | | |
| Témoin (7 rép.) ..... | 53 | 54 | 24 | 13 | 24 | 41 | 67 | 45 | 321 | F = 2,73 | + à 2 |
| Antennes coupées (5 rép.) . | 27 | 22 | 11 | 8 | 11 | 12 | 21 | 19 | 131 | | |
| Yeux peints (6 rép.) ..... | 19 | 20 | 15 | 4 | 6 | 19 | 19 | 26 | 128 | F = 1,50 | |
| Comparaison Témoin : antennes coupées ..... | | | | | | | | | | $r = 0{,}861$ | + à 1 |
| Témoin : yeux peints ..... | | | | | | | | | | $r = 0{,}762$ | + à 2 |

L'orientation du vol de *Phyllophaga pleei* BL. répond donc à des stimuli visuels, confirmant l'attraction de certaines directions suivant la silhouette du paysage que SCHNEIDER (1952 *b*) a appelé hypsotactisme. Le fait que les adultes de *P. pleei* BL. préfèrent certaines essences végétales plutôt que d'autres qui les entourent indique que des stimuli d'ordre olfactif ou gustatif prennent le relai des stimuli visuels pour le choix final du site alimentaire.

d) *Distances de vol.*

En libérant des insectes marqués au moyen d'une pastille de papier adhésif collée sur un élytre et en les recherchant sur les lieux de nourriture avoisinants, nous en avons retrouvé à 150 mètres du point de lâcher ; cette distance constitue un ordre de grandeur de la capacité de vol de cette espèce. Par cette méthode SRIVASTAVA et KHAN (1963) ont observé que *Holotrichia insularis* BR. volait plus d'un demi-mile. Cependant la majorité des déplacements a lieu entre les loges d'enfouissement diurne et les sites alimentaires, et leur amplitude est réduite. En effectuant un lâcher d'insectes marqués à quelques mètres en bordure d'une bananeraie, nous en avons retrouvé jusqu'à 30 mètres le même soir, 35 mètres le soir suivant. La comparaison de la situation des gites larvaires et des sites alimentaires comme l'étude détaillée des variations de l'aire géographique d'une année sur l'autre confirment l'amplitude restreinte des déplacements de *Phyllophaga pleei* ; il ne semble pas que des migrations importantes s'effectuent, comme SWEENEY (1967) en a rencontré dans une région de culture de canne à sucre avec *Heteronychus licas*, volant sur des distances de plusieurs kilomètres.

Ces observations nous permettent de situer les migrations de *P. pleei* BL. dans la classe II de la classification de JOHNSON (1969). Alors que celles de *Phylloperta horticola* L. sont constituées d'une somme de vols successifs de ponte et d'accouplement (MILNE 1959 *a* et *b*), *P. pleei* BL. se rattacherait plutôt au groupe des hannetons européens *Melolontha melolontha* L. et *M. hippocastani* F. avec des déplacements réduits entre sites alimentaire et de ponte et extension du territoire par des vols alimentaires ou de ponte de plus grande amplitude pour quelques individus.

## 2. — *Les loges d'enfouissement diurne*

a) *Situation et description.*

Il est possible d'observer au lever du jour les insectes voler à basse altitude vers les endroits les plus sombres formés par des fourrés, des arbustes, le pied des arbres, et les voir s'enfouir. Nous pouvons repérer l'emplacement des loges souterraines par leur orifice de sortie de 1 cm de diamètre, dans les lieux préférés formés par les haies bordant les biotopes riches en *Phyllophaga pleei*, tels à proximité d'une bananeraie ou dans les jardins gazonnés (fig. 15).

A cet orifice fait suite une galerie s'enfonçant dans la terre, et accédant à la loge proprement dite, formée d'un espace creusé, parmi les racines. Lorsque les insectes sont nombreux, la terre sortie de la cavité ainsi aménagée est accumulée autour de l'orifice de sortie. Au cours de la journée, les *Phyllophaga* restent immobiles, serrés les uns contre les autres, comme les enregistrements actographiques réalisés au cours de l'étude du facteur lumière nous l'ont confirmé. Ils appartiennent aux 2 sexes et leur nombre dépend de la situation de la loge (site plus ou moins attractif) et de l'époque. Quarante à cinquante insectes peuvent ainsi se rencontrer dans une loge en période de grande activité des adultes.

b) *Déplacements des insectes.*

Afin d'étudier les déplacements des insectes entrant et sortant des loges nous avons été amenés à les marquer individuellement au moyen d'un thermocautère en

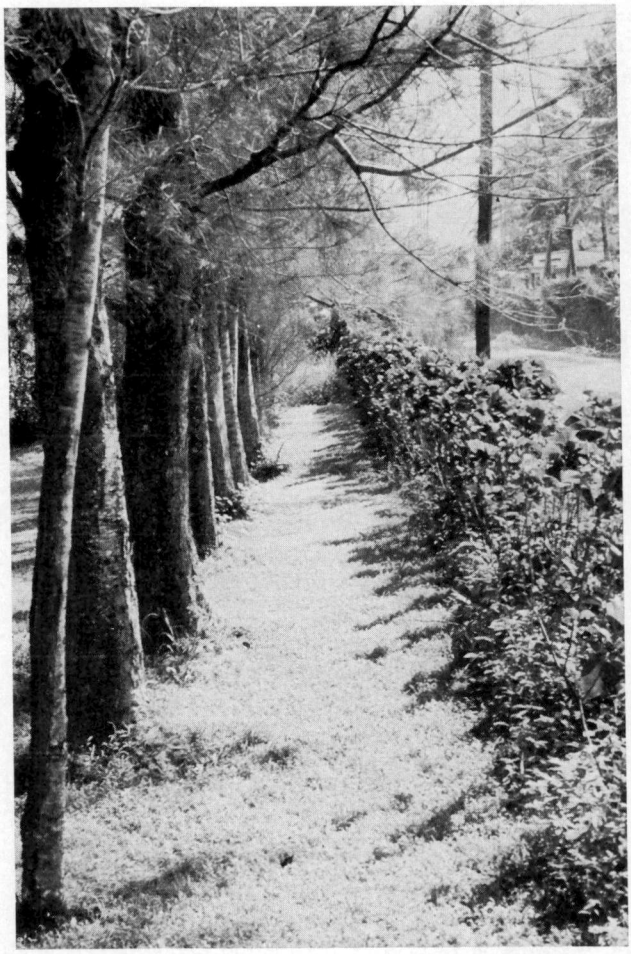


FIG. 15. — *Les loges d'enfouissement diurnes sont situées couramment au pied des haies à proximité d'un site alimentaire*
Ici haie d'*Acalypha* sp. (1 à 1,5 m de hauteur) près d'une rangée filaos (*Casuarina equisetifolia*)

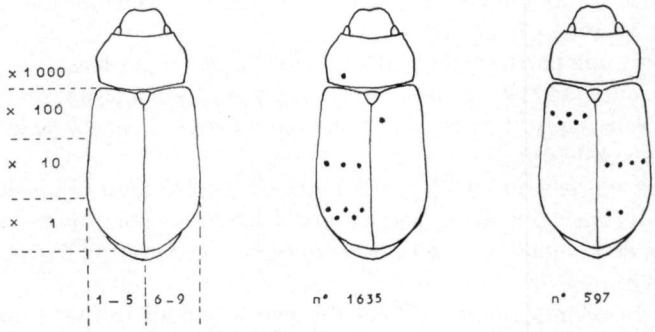



FIG. 16. — *Numérotation des adultes de* P. pleei

adoptant la numération présentée sur la figure 16, inspirée des techniques décrites par CROSS et MITCHELL (1964) et SOUTHWOOD (1966).

Les insectes sortant des loges sont récoltés à l'aide d'une boîte cylindrique en polystyrène de 10 cm de diamètre placée sur l'orifice (fig. 17), et sont examinés chaque nuit, marqués et relâchés à la même place.

FIG. 17. — *Dispositif permettant la capture des insectes lorsqu'ils quittent la loge de repos diurne*

Dix des loges considérées sont ouvertes chaque jour afin de connaître la position de la population enfouie.

Les observations ont eu lieu entre le 29 avril et le début de juin 1970 pour les sorties du soir, complétées par l'ouverture des loges à partir du 13 mai, c'est-à-dire que nous avons pu suivre les mouvements des adultes à la fin de leur période de grande activité. Aussi, le nombre moyen d'insectes par loge a diminué avec le temps, et est passé de 20 au 13 avril à 0,2 le 10 juin.

Chaque soir, une partie seulement des insectes quitte les loges : le pourcentage d'envols oscille entre 20 et 80 p. 100, atteignant 100 p. 100 à la fin des observations, avec une moyenne de 50,1 p. 100. Cela signifie qu'environ 1 insecte sur 2 présents dans la loge s'envole le soir.

Parmi ceux qui se sont envolés, une partie revient s'enfouir dans la même loge au matin, la moyenne des pourcentages observés de retours étant de 55,2. C'est-à-dire qu'un peu plus de la moitié des insectes envolés un soir retourne dans la même loge le lendemain matin.

A ceux-ci viennent s'ajouter des insectes encore jamais trouvés dans la loge, ou insectes nouveaux.

La population enfouie dans les loges au cours de la journée comprend donc 3 catégories d'insectes :

— insectes restés dans la loge d'un jour sur l'autre, non sortis la nuit.
— insectes revenus après vol nocturne
— insectes nouveaux dans la loge.

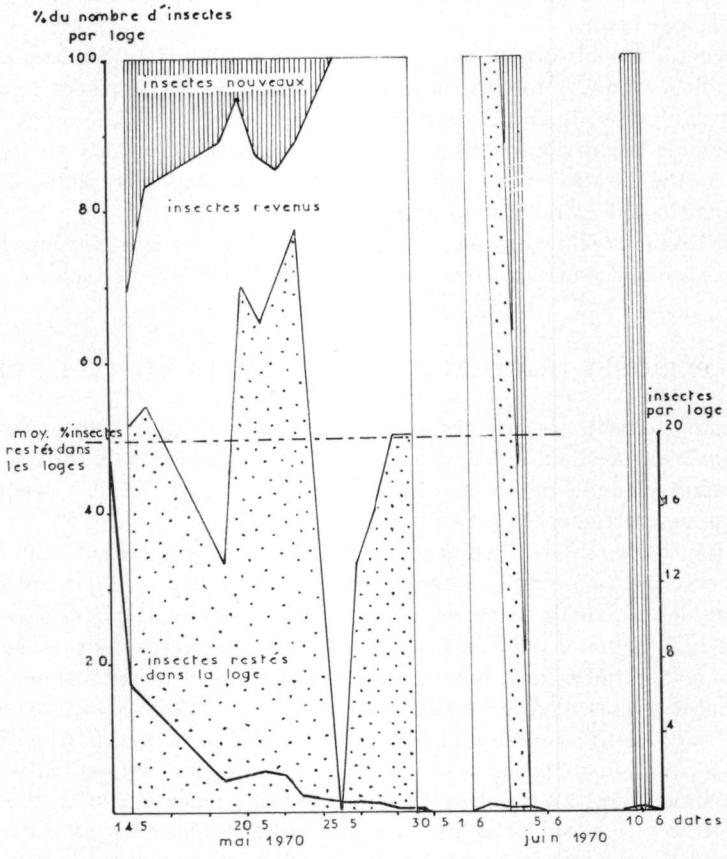



FIG. 18. — *Population d'adultes de* P. pleei *dans les loges d'enfouissement diurne*

En dehors des rares adultes observés début juin, la proportion d'insectes nouveaux diminue courant mai, au profit de ceux revenus après vol nocturne (fig. 18). Le pourcentage d'insectes restés d'un jour sur l'autre sans sortir oscille autour de 49,7, c'est-à-dire qu'un insecte sur 2 reste dans la loge.

### 3. — *Conclusions*

Les adultes de *Phyllophaga pleei* sont de mœurs essentiellement nocturnes : les vols du soir débutent une fois la nuit tombée et deviennent très nombreux au cours de la première heure qui suit. Nous avons montré que les très faibles intensités

lumineuses déclenchent les vols qui sont inhibés par des éclairements de quelques lux. Ce n'est qu'une fois envolé que l'insecte peut réagir à une longueur d'onde courte du type de celle émise par les tubes de lumière noire, sans doute selon un comportement de tropisme. En outre, du fait d'un rythme interne, les vols du soir ne peuvent être déclenchés qu'après une période de 8 à 10 heures d'inactivité.

Les vols du matin ont lieu aussi pour de très faibles éclairements à la fin de la phase obscure ; ils sont stimulés par la lumière et inhibés par l'obscurité, à l'inverse de ce qui se passe le soir.

Des stimuli visuels orientent *P. pleei* vers des silhouettes sombres constituées par des feuillages, dans la mesure où ils sont proches, car les distances de vol sont en moyenne peu élevées, de l'ordre de 20 à 30 mètres.

Au cours de la journée les imagos restent inactifs, groupés dans des loges souterraines ; la moitié d'entre eux s'envole le soir, et parmi ceux-ci 1 adulte sur 2 revient dans la même loge, l'autre va dans une autre ou va pondre.

Afin de connaître l'importance de ces comportements et leur rôle dans le développement de l'insecte, nous les avons situés au cours de la vie de l'adulte.

## C. — PÉRIODES D'ACTIVITÉ AU COURS DE LA VIE DE L'ADULTE

Le comportement des insectes est lié aux conditions du milieu mais également au développement de l'individu. Aussi nous avons cherché à définir l'état physiologique des adultes afin de déterminer les différentes phases d'activités auxquelles sont liés certains comportements particuliers.

Il est possible de suivre l'évolution des femelles en se référant à l'état des ovaires soit à travers la cuticule de l'abdomen, soit par dissection. Le nombre d'ovocytes par ovariole, leur degré de maturité, la présence d'un spermatophore dans la bourse copulatrice indiquant s'il y a eu accouplement sont alors notés. La présence de corps jaune dans les ovarioles nous permet de déterminer si la femelle a déjà pondu un certain nombre d'œufs. Pour les mâles, nous n'avons pu définir de critère visible extérieurement, c'est-à-dire sans tuer l'insecte. Par dissection et mensurations du volume des testicules et du diamètre de la base des glandes annexes, des séminales et du conduit éjaculateur, nous avons observé une évolution analogue à celle du Hanneton commun (HURPIN, 1955). Le volume des testicules diminue et passe de 3 $mm^3$ au 1er envol à 2,2 au bout de 6 semaines ; les différents conduits se remplissent de sécrétions de façon irrégulière à partir de la 2e semaine de vie aérienne, au moment des accouplements.

Quatre phases d'activité ont retenu notre attention :

— période de préenvol ;
— période d'alimentation ;
— accouplement ;
— ponte.

### 1. — *Période de préenvol*

A sa naissance, le jeune imago séjourne dans la loge nymphale durant une période qui précède sa sortie de terre, d'une durée de 17 à 24 jours, à la reprise de la saison des pluies.

L'ovaire qui ne comprenait que le germarium dans chaque ovariole à l'émergence, évolue, et 1,6 ovocytes en moyenne (1,0-2,0) sont en formation dès le vol préalimentaire.

### 2. — *Période d'alimentation*

Sur les plantes, nous trouvons de jeunes femelles, à nombreux lobules de tissu adipeux perceptibles à travers la cuticule de l'abdomen, des femelles plus âgées dont les ovocytes mûrs sont visibles et des femelles dont la ponte a débuté : lobules de graisse et ovocytes sont absents, le rectum apparaît. Leur présence indique qu'une partie au moins des femelles ayant pondu revient sur le site alimentaire.

Le marquage individuel de 400 femelles et de 570 mâles et leur capture à la sortie des loges d'enfouissement diurne (144 femelles ont été récupérées plus d'une fois), nous ont permis de calculer une première valeur approximative de la durée des séjours sur le site alimentaire.

Son évaluation conduit à une durée de 3 semaines pour le premier séjour, précédant la ponte. Les élevages au laboratoire ont confirmé ce délai, au cours duquel les ovocytes se développent jusqu'à la moyenne de 3 par ovariole.

Le deuxième séjour dans les plantes après la ponte a pu être évalué à 2-3 semaines d'après les rares cas observés. Comme tous les insectes ne quittent pas les loges diurnes le soir, nous avons cherché à évaluer le nombre d'envols que peut réaliser un même insecte. Il atteint jusqu'à 9 envols pour une femelle, avant la ponte. Pour celles revenues après la ponte sur les lieux alimentaires, nous avons pu déceler à plusieurs reprises 6 vols supplémentaires, ce qui porterait le nombre total à une quinzaine. Chez le mâle, jusqu'à 11 vols ont pu être déterminés au cours d'une période de 16 jours, ce qui laisse présager que ce nombre peut être dépassé. Les évaluations faites sur *Amphimallon majalis* (Evans et Gyrisco, 1959) ont abouti à une moyenne de 5 vols par mâle (1 à 11), et 4,5 par femelle (1 à 11), alors que la durée de vie est en moyenne respectivement de 6 et 6,5 jours pour chaque sexe. Il semble donc que *Phyllophaga pleei*, dont la durée de vie est de 60 à 70 jours, vole proportionnellement beaucoup moins.

### 3. — *L'accouplement*

Il a lieu sur les feuilles au début de la nuit : les femelles aptes à s'accoupler tout en commençant à s'alimenter ouvrent leurs palpes génitaux ; les mâles à la recherche de l'autre sexe volent et s'agrippent au dos des femelles en position perpendiculaire qu'ils conservent pendant tout le coït (fig. 19). Après celui-ci ils se laissent choir pour reprendre leur vol. Commencé 15 à 20 minutes après le premier envol du soir, l'accouplement dure de 16 à 34 minutes (moyenne 26 minutes d'après 22 observations).

L'attirance des mâles par des femelles sur les lieux d'alimentation a été montrée chez divers Élatérides (Hayes et Wheeler 1968) ainsi que chez quelques Scarabéides, dont *Phyllophaga lanceolata* say (Travis, 1939 ; Jacobson 1965) et *Rhopaea* sp., (Soo Hoo et Roberts, 1965). Nous avons tenté de mettre en évidence cette attraction sexuelle en disposant dans des pièges soit des femelles vierges aptes à s'accoupler la veille, soit des femelles accouplées la veille, seules ou avec des mâles, soit des femelles très jeunes. Dans aucun cas un insecte n'a été attiré. Il semblerait donc que cette attraction soit faible, et ceci est compatible avec le fait que les adultes se retrouvent

en densité élevée sur les lieux d'alimentation. TASHIRO et FLEMING (1954) n'avaient guère pu attirer de mâles d'*Amphimallon majalis* avec des femelles vierges, de même que ROELOPS *et al.* (1967) n'ont pas réussi à isoler de phéromone. Cependant, plus récemment Mc GOVERN *et al.* (1970) ont constaté l'effet de substances telles que les

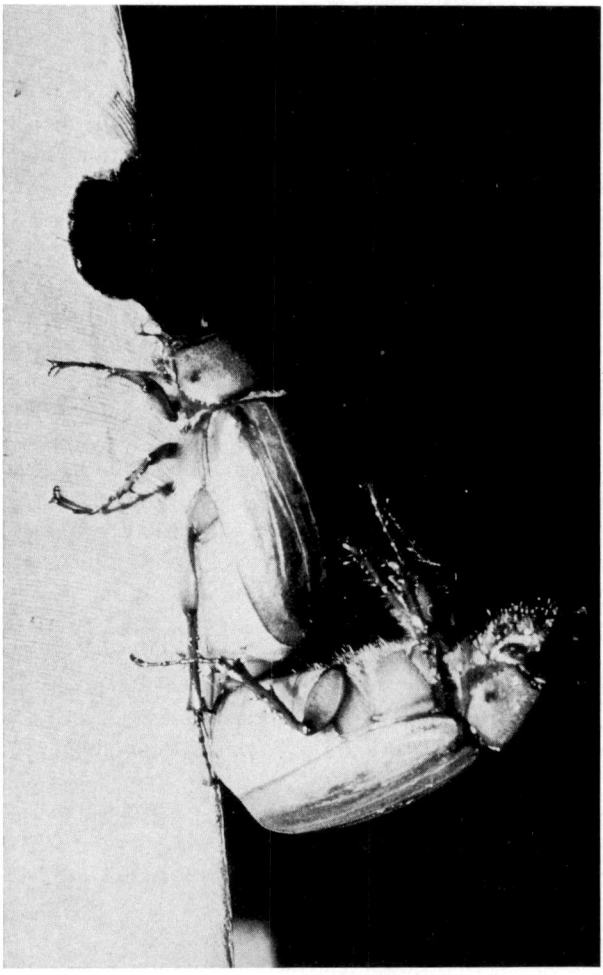


FIG. 19. — *Accouplement de* Phyllophaga pleei BL. *sur une feuille de bananier*

esters propyliques et isobutyliques de l'acide 1-4 benzodioxane-2-carboxylique vis-à-vis de cet insecte, et HENZELL (1970) ainsi que OSBORNE et HOYT (1970) l'attractivité du phénol pur et de résines phénoliques commerciales pour *Costelytra zealandica*. Ces résultats nous ont conduit à essayer diverses substances, dont celles utilisées le plus couramment pour *Popilia japonica* NEW. (FLEMING 1969) tels l'eugenol, l'anethol, le mélange eugénol-anéthol dans la proportion 9-1, ainsi que le phénol et une résine phénolique commerciale. Malgré le grand nombre de répétitions pendant toute la période d'activité des adultes, un nombre très restreint de *Phyllophaga pleei*

a été attiré (32 dont 18 femelles), la majorité par le mélange eugénol-anéthol et l'eugénol.

Ainsi nous n'avons pu jusqu'à présent mettre en évidence une attraction sexuelle dans la nature, ni déceler de substance assimilable à une phéromone.

Pour situer le moment où l'accouplement s'effectue au cours du développement des insectes, nous en avons prélevés appariés sur le lieu d'alimentation et examiné les femelles.

Sur 243 couples :

3 p. 100 correspondent à de jeunes femelles sans ovocyte perceptible à travers la cuticule ;
85 p. 100 à des femelles âgées à nombreux ovocytes ;
4 p. 100 à des femelles ayant pondu une partie seulement de leurs œufs ;
8 p. 100 à des femelles ayant déjà pondu.

Ces chiffres indiquent d'une part qu'une femelle peut s'accoupler au moins 2 fois au cours de son existence, d'autre part que le premier accouplement a généralement lieu lorsque les ovocytes sont nombreux et pratiquement mûrs dans les ovaires.

Pour confirmer ces données, nous avons mis en élevage des insectes prélevés dans la nature à des moments bien distincts de leur développement, tels que la première sortie de terre, l'accouplement, et apparié des adultes d'âges différents afin de situer l'âge où chaque sexe est apte à s'accoupler. D'après ces essais quelques femelles s'accouplent dès la première semaine de leur vie aérienne, alors que 1,7 à 1,9 jeunes ovocytes sont en formation. De même le mâle est apte à s'accoupler dès la première semaine, mais plus généralement à partir de la seconde. La majorité des accouplements se situe au cours de la 3e semaine, et si les résultats sont irréguliers en élevage au laboratoire car trop dépendants de facteurs tels que l'alimentation, l'enceinte d'élevage, le nombre de couples, l'humidité, les dissections de femelles prélevées dans la nature en cours d'accouplement indiquent que 3 ovocytes par ovariole sont alors déjà bien formés dont 1 pratiquement mûr. Au cours de la semaine suivante, la ponte débute, et rapidement un quatrième ovocyte se forme. Cette situation tardive de l'accouplement donne à penser que le spermatophore ne participe pas à l'élaboration du vitellus comme LANDA (1960) l'a signalé pour *Melolontha melolontha* L.

### 4. — *Ponte*

Les femelles quittent le lieu d'alimentation vers un site de ponte que l'étude des foyers larvaires (GRUNER 1969) nous permet de caractériser, l'insecte recherche des surfaces couvertes de plantes herbacées basses, et pond de préférence dans les gazons entretenus. La femelle pondeuse n'entre dans un champ de canne que si les plantes sont jeunes et courtes, de même elle ne va pas dans une bananeraie commerciale dont le couvert végétal est trop épais, mais plus volontiers dans un verger dont les arbres sont espacés et le sol couvert de plantes basses.

L'ampleur du *vol de ponte* est réduite dans la plupart des cas, et bien qu'il puisse atteindre une centaine de mètres, il est souvent limité à une dizaine de mètres si le site entourant les lieux d'alimentation des adultes est favorable.

L'observation des insectes marqués sortant des loges d'enfouissement diurne suscite les remarques suivantes :

— la femelle reste sur les lieux de ponte peu de jours, de l'ordre de 2 ou 3.

— généralement elle y dépose tous les ovocytes mûrs à ce moment-là ; il arrive cependant qu'elle interrompe sa ponte pour venir s'alimenter à nouveau (4 p. 100 des accouplements observés).

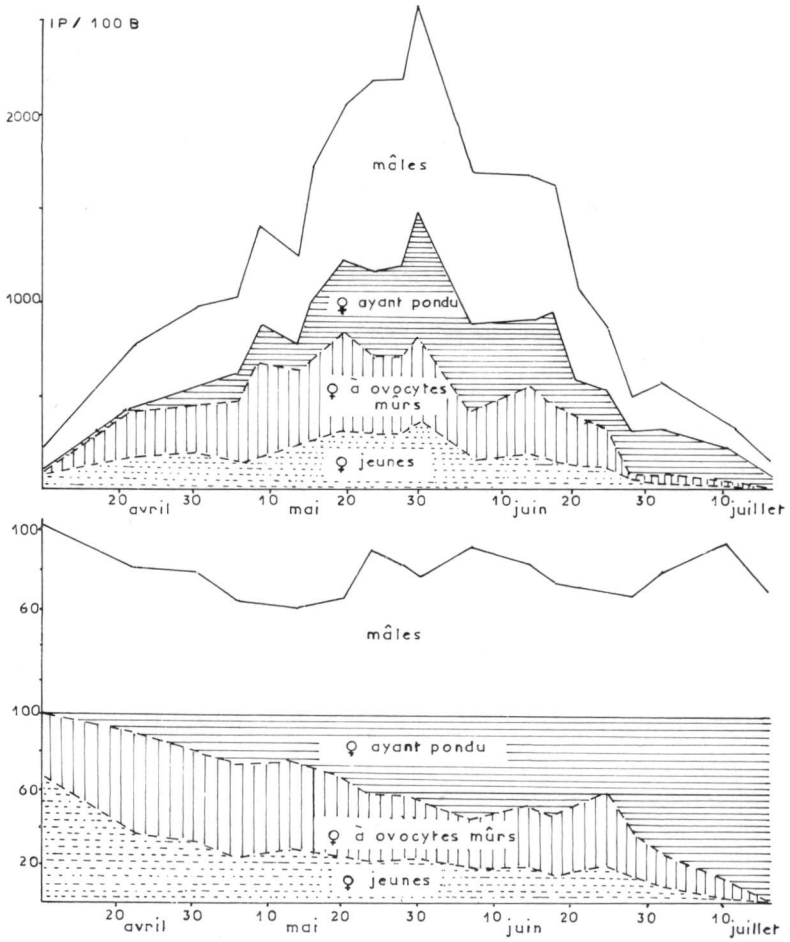



FIG. 20. — *Évolution d'une population de* P. pleei *au cours de la période d'activité printanière des adultes, en nombre d'insectes parfaits pour 100 bananiers* (IP/100 B) *et en pourcentage de femelles, à Neufchâteau en 1968*

Le nombre de mâles pour 100 femelles donne une idée de l'évolution du sex-ratio

— une partie des insectes ayant pondu revient s'alimenter, retourne dans les mêmes loges diurnes et après un second accouplement (8 p. 100 des cas) va effectuer une deuxième ponte (11 cas observés) 2 à 3 semaines après la première.

Un ordre de grandeur de la proportion d'insectes revenant s'alimenter après avoir pondu nous est donné par le décompte des femelles suivant leur âge, tant au

piège lumineux qu'au cours d'études de populations d'adultes (fig. 20). Le pourcentage de femelles ayant déjà pondu augmente au cours de la période d'activité des adultes pour atteindre 2 mois et demi après le début de cette période 80 à 100 p. 100 des individus rencontrés dans la nature, mais il constitue 43 p. 100 du nombre total des femelles aptes à pondre récoltées au piège lumineux au cours de la génération printanière de 1972. L'estimation de la proportion de celles qui retournent pondre une seconde fois est plus délicate à réaliser. Elle semble faible d'après les observations faites dans les élevages d'adultes au laboratoire. 8 p. 100 des accouplements concernent des femelles ayant déjà pondu une fois, aussi ce chiffre constitue l'estimation la plus raisonnable de la proportion de femelles effectuant une 2e ponte.

— *La fécondité* a été estimée par des dissections d'insectes de la nature complétée par l'étude au laboratoire de divers facteurs pouvant intervenir, tels l'alimen-

TABLEAU 6

*Influence du nombre d'insectes, de l'alimentation, de l'âge et de la présence du mâle sur la ponte des femelles de* P. pleei

(Température de 24°C, les pondoirs sont des beurriers de polyéthylène de 2 litres contenant 1/3 de terre et un aliment)

| Conditions | Nbre de couples | Total œufs | Nbre de ♀ susceptibles d'avoir pondu | Moy. ♀ pondeuse | % éclosion | Durée de vie (mois) | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | | ♀ | ♂ |
| *Nombre de couples par enceinte d'élevage* | | | | | | | |
| 1 couple | 10 | 62 | 2 | 31 | — | 1,2 | 1,2 |
| 2 — | 20 | 191 | 12 | 15,9 | — | 2,0 | 1,1 |
| 3 — | 30 | 514 | 22 | 23,3 | 78,6 | 2,0 | 1,2 |
| 4 — | 40 | 528 | 36 | 14,6 | — | 1,9 | 1,4 |
| 5 — | 50 | 699 | 36 | 18,3 | 83,6 | 1,8 | 1,4 |
| *Alimentation* (3 couples/pondoir) | | | | | | | |
| Feuilles de bananier | 42 | 570 | 36 | 15,8 | 78,6 | 2,0 | 1,2 |
| — Pois doux (*Inga vera*) | 15 | 369 | 12 | 30,7 | 69,7 | 2,2 | 1,9 |
| — filao (*C. equisetifolia*) | 15 | 77 | 9 | 8,6 | 83,1 | 2,4 | 1,8 |
| — graminée (herbe de Guinée) | 15 | 4 | 1 | 4 | — | 0,5 | 0,6 |
| *Ponte suivant l'âge des insectes, avec ou sans mâle* | | | | | | | |
| ♀ au 1er vol, sans mâle | 30 | 0 | — | — | — | 0,8 | — |
| ♀ en cours d'accouplement sans mâle | 42 | 550* | 40 | 13,7 | 70,1 | 0,6 | — |
| ♂ et ♀ | 27 | 486** | 27 | 18,0 | 85,6 | 1,2 | 0,6 |
| ♀ ayant déjà pondu, en cours d'accouplement | 18 | 57 | 18 | 3,2 | 72,0 | 1,0 | — |

* ; ** respectivement 66 et 58 p. 100 des œufs ont été déposés dans la semaine qui suit l'accouplement.

tation, la concentration des individus, la présence du sexe opposé, l'origine et l'âge des individus mis en élevage.

Les femelles prêtes à pondre ont jusqu'à 3 ovocytes mûrs par ovariole, soient 36 œufs qui peuvent être déposés au cours de la première ponte, plus 1 autre au cours de la seconde période de maturation, ce qui porte la fécondité potentielle à 48 œufs. Au laboratoire les perturbations apportées à l'insecte, notamment en limitant l'amplitude des vols par le fait de l'enfermer dans une enceinte d'élevage, conduisent à des variations individuelles importantes, et la ponte s'étale sur plusieurs semaines. Le tableau 6 résume les principales expériences.

L'interprétation de ces résultats conduit aux remarques suivantes :

— pour un espace donné il y a un nombre d'insectes optimum tant au point de vue durée de vie que fécondité des femelles. En deçà et au-delà de ce nombre, ces 2 facteurs diminuent.

— les graminées ne constituent qu'un aliment occasionnel, insuffisant pour assurer une survie de l'insecte supérieure à 2 semaines, alors que le « pois doux » *Inga vera* (Mimosacées) est une plante hôte préférentielle qui attire beaucoup de *Phyllophaga pleei* ;

— de jeunes femelles élevées sans mâle depuis leur sortie de terre ne vivent pas un mois, et les ovocytes en formation dans les ovaires dégénèrent à partir de la 3e semaine. Les femelles prélevées en cours d'accouplement ont une durée de vie supérieure si elles sont élevées en présence des mâles.

### 5. — *Conclusions*

La durée de vie des mâles est légèrement inférieure à 2 mois, tandis que celle de la femelle atteint 70 jours qui se répartissent ainsi :

| | |
|---|---|
| Période de préenvol | 17 à 24 jours |
| Période alimentaire précédant l'accouplement | 14 à 20 jours |
| De l'accouplement à la ponte | 8 jours |
| Ponte | 2 à 3 jours |
| Seconde période alimentaire | 14 à 21 jours |
| Deuxième ponte | 2 à 3 jours |
| Durée de vie totale | 60 à 72 jours |

S'il n'est guère possible de délimiter de la même façon des phases d'activité des mâles, nous savons seulement qu'après une période de préenvol analogue à celle de la femelle, il peut s'accoupler après 1 semaine, plus communément 2 à 3 semaines, et que des mâles prélevés en cours d'accouplement vivent en moyenne 18 jours. Il ne semble pas qu'ils s'accouplent un grand nombre de fois.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

La figure 21 présente un schéma récapitulatif des déplacements qu'effectuent les adultes au cours de leurs diverses phases d'activité.

A sa naissance dans le sol, le jeune imago reste en terre pendant un délai qui

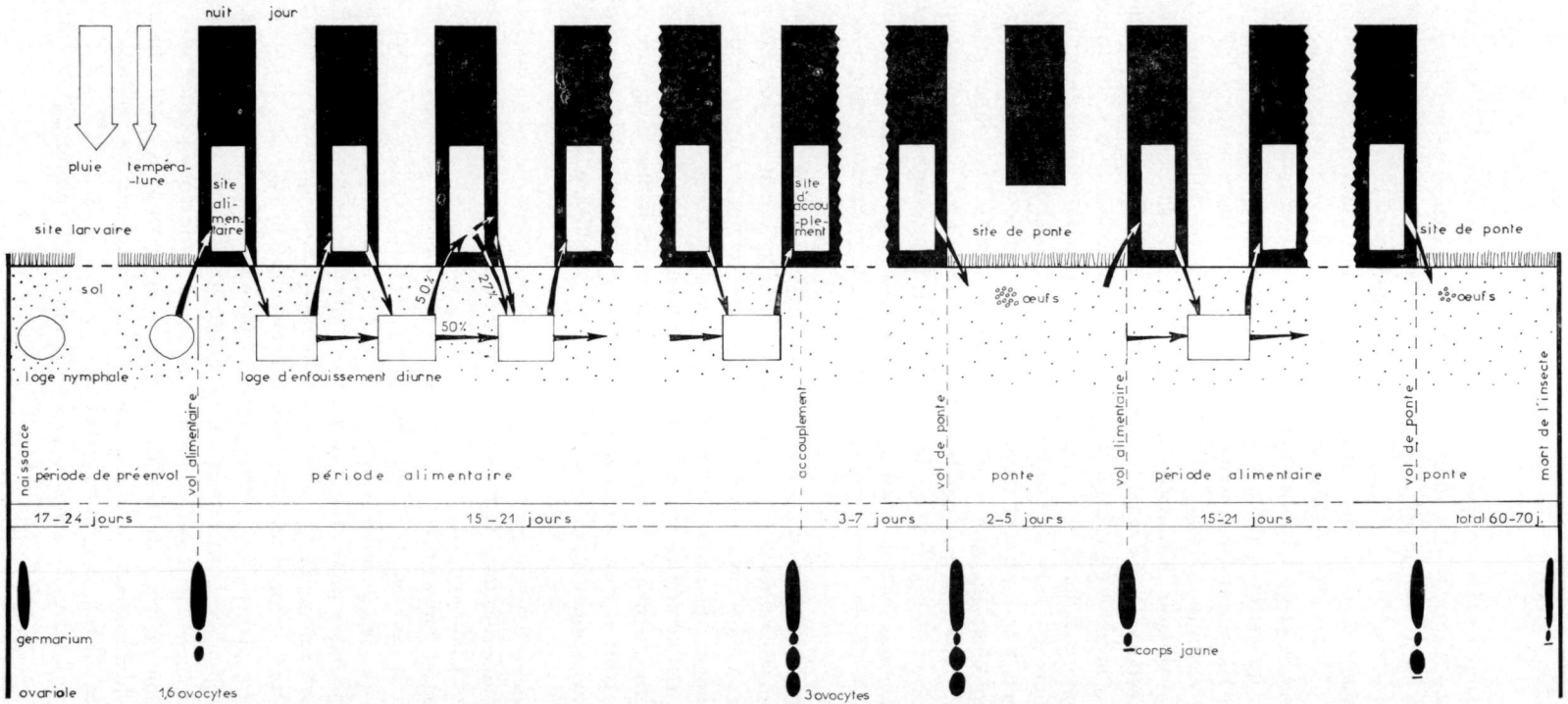



FIG. 21. — *Schéma récapitulatif des déplacements au cours de la vie imaginale de* Phyllophaga pleei BL.

dépend des facteurs climatiques, essentiellement pluviométrie et température. De ce fait la période d'activité des adultes au cours de l'année se situe d'avril à juin. La pluviométrie est le facteur prépondérant dans le déterminisme des sorties, et le délai de réponse des insectes est d'une semaine environ.

*Phyllophaga pleei* est nocturne plus que crépusculaire car il s'envole le soir 40 minutes après l'heure légale du coucher du soleil, vers un végétal proche sur lequel il demeure jusqu'à l'aube, 50 minutes avant le lever du jour. Les vols du soir comme ceux du matin sont liés à un seuil d'éclairement, très faible, de l'ordre de 0,1 lux, mais les insectes sont soumis à un rythme interne de sorte qu'ils ne peuvent prendre leur envol le soir que 8 à 10 heures après le vol du matin.

A l'envol du soir, les adultes s'orientent vers les silhouettes d'arbres les plus proches, en réponse à des stimuli visuels. Le choix de l'aliment se fait ensuite par des stimuli olfactifs ou gustatifs. De même au matin, les vols sont dirigés vers la base plus sombre de haies et de végétaux où les insectes vont s'enfouir pour passer la journée dans des loges souterraines à quelques centimètres de profondeur.

Un insecte sur 2 présent dans une loge pendant le jour y reste sans sortir le soir, et parmi ceux qui vont s'alimenter une proportion légèrement supérieure à 1 sur 2 revient dans la même loge le matin suivant. Jusqu'à 9 envols nocturnes pour une même femelle, 11 pour un mâle, ont été observés au cours de la première période d'alimentation qui dure 3 semaines. Les ovaires se développent, et l'accouplement intervient à la fin de cette période, entraînant une maturation rapide des œufs et la ponte.

Le vol de ponte vers un site riche en graminées, le dépôt des œufs et le retour vers le même site alimentaire et la même loge diurne se font en quelques jours.

Jusqu'à 6 envols ont été observés pour une même femelle au cours de la seconde période d'alimentation, d'une durée de 2 à 3 semaines. Après un nouvel accouplement sur le lieu de nourriture, en début de nuit, une seconde ponte peut avoir lieu avant que l'insecte meure, 2 mois à 2 mois et demi après la mue imaginale, 2 ovocytes par ovariole pour la première ponte, 1 pour la seconde donnent une fécondité de 36 œufs, mais seulement environ 8 p. 100 des femelles effectuent une deuxième ponte.

Ces données biologiques et éthologiques permettent d'expliquer de nombreux phénomènes observés dans la nature mais surtout d'envisager des méthodes d'interventions mieux adaptées à cet insecte.

L'époque et l'importance des sorties de *Phyllophaga* peuvent être prévues en se référant à la pluviométrie ; sachant que le délai de réponse à la pluie est d'une semaine, et que les femelles s'alimentent 3 à 4 semaines avant de pondre, il est possible de fixer les dates d'un programme de traitements chimiques par exemple, dont l'effet est rapide, toutes les 3 à 4 semaines 1 mois après les premières sorties.

Connaissant l'amplitude des vols, leur orientation vers des silhouettes préférentielles et les plantes hôtes, nous pouvons localiser les sites alimentaires ainsi que les places d'enfouissements diurnes. Dans la plupart des cas, nous préférerons appliquer un traitement, qu'il soit de nature chimique ou microbiologique, sur les places d'enfouissement en raison des facilités d'accès, de la présence de la totalité des insectes au moment du traitement et de la plus grande rémanence du produit actif dans le sol à l'abri de l'action des rayons solaires.

De même les connaissances acquises sur l'heure et l'amplitude des vols, la pro-

portion et l'âge des insectes concernés, leurs réactions vis-à-vis de la lumière peuvent permettre d'envisager l'utilisation raisonnée de pièges lumineux comme RAO (1964) l'a réalisé dans la lutte contre *Lachnosterna bidentata* BURM. La recherche de substances attractives présentes dans les feuillages des hôtes préférentiels ou assimilables à une phéromone est cependant à poursuivre, afin d'avoir une attraction plus sélective.

Ces quelques exemples illustrent l'intérêt des données acquises sur cet insecte pour la mise au point de méthodes de lutte appropriées. Bien que son statut actuel ne nécessite pas une intervention systématique, *Phyllophaga pleei* BL. constitue un prototype représentant tout un groupe de Scarabéides.

En effet, non seulement il appartient au genre *Phyllophaga* dont nous avons montré l'importance sur le continent américain, mais de nombreuses similitudes d'ordre écologique et éthologique le rapprochent d'espèces tropicales représentant d'autres genres et même d'autres sous-familles de Scarabéides.

Par exemple parmi les principaux déprédateurs de la Canne à sucre autre que *Phyllophaga*, les adultes de *Desmolepida albohirtum* WATERH., *Lepidiota frencki* BLACK. au Queensland (ILLINGWORTH et DODD., 1921 ; JARVIS, 1917), *Leucopholis irrorata* CHEV. aux Philippines (LOPEZ, 1931), *Clemara smithi* ARR. à l'île Maurice (MOUTIA, 1936), *Cochliotis melolonthoides* GERST. au Tanganyika (JEPSON, 1956), *Anomala orientalis* WATERH. aux Indes (AVASTHY, 1967) ont une période d'activité liée à la pluviométrie ; parmi ceux qui s'alimentent au stade adulte, la plupart sont polyphages et ont un rythme journalier proche de celui de *Phyllophaga pleei* BL.

*Reçu pour publication en mai 1973.*

## SUMMARY

STUDIES ON THE ETHOLOGY, DURING ITS ADULT LIFE, OF *PHYLLOPHAGA PLEEI* BL.

Many species of the american genus *Phyllophaga* are causing hard damages in pastures, corn fields, young plantations of forest trees and other cultivated plants in Canada and eastern states of the United States. In the West Indies the statute of white grubs on sugar cane is well known in Puerto Rico. There are many investigations on these insects, but few are concerning the ethology of the adults ; so to do that, we choose *Phyllophaga pleei* BL. which is very common in Guadeloupe, as a prototype for the tropical species.

The adult period of activity during the year is defined with different technics, mainly with a black light trap. The daily captures are in relation with the rainfall of the preceding seven days, after the dry season. The studies of the action of temperature and soil humidity on the length of the staying period in the soil of the young beetles confirm the importance of rainfall.

The beetles fly at night to a feeding site, stay on it all the night and return at day in an underground staying cell. The hours and the rhythm of the taking flights are observed and experimented in the Nature. With actograph technics, we study in laboratory the importance of illumination for the starting flight. It seems that an internal rhythm exists.

With liberations of insects we have done many observations on the height and the directions of the flights. Beetles fly towards dark figures of trees which are not too far, in response of visual stimuli. In the morning when daylight arrives, they seek dark sites near the soil at the foot of plants to find their diurnal cell. With individualy marked beetles we have observed the movements of individuals going in and out of the cells, in relation with the sex and their age. Half the insects present inside the cells during the day do not fly off at night and a little more than half of those come back at morning in the same cell.

We have also studied the number of these flights during oogenesis, the situation of mating during it, the importance of the food and the number of insects for the fecundity, and the site where females deposite their eggs.

The biological and ethological observations with many references of those which are known for other scarab beetles are of great interest for preparing adapted methods of control. Even if the actual statute of *Phyllophaga pleei* BL. in the island does not necessit systematical interventions, we must consider that it represents a group of Scarabeids economicaly very important.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


AVASTHY P. N., 1967. The problem of white grubs of sugar cane in India. *Proc. int. Soc. Sug. Cane Technol.*, **12**, 1321-1333.

BALACHOWSKY A., MESNIL L., 1936. *Les insectes nuisibles aux plantes cultivées vol.*, **2**, p. 1289-1303. Paris.

BIANCHI F. A., 1935. Investigations on *Ananola orientalis* WATERH. at Oahu Sugar, Sugar Company Ltd. *Hawaii Plrs' Rec.*, **39** : 334-255.

BONFILS J., OLIVIER P., 1965. Observations sur *Phyllophaga* (*Caenarachis*) *pleei* BL. nuisible aux bananeraies en Guadeloupe. *C. R. Acad. Agric. Fr.*, 725-728.

COUTURIER A., 1967. Sensibilité différentielle du hanneton commun *Melolontha melolontha* L. vis-à-vis de certaines longueur d'onde du spectre visible. *Ann. Soc. Ent. France* **3**, 767-770.

COUTURIER A., ROBERT P., 1955. Recherches sur le comportement du hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.) au cours de sa vie aérienne. *Ann. Épiphyties.* **1**, 19-60.

COUTURIER A., ROBERT P., 1958. Recherches sur les migrations du hanneton commun *Melolontha melolontha* L. *Ann. Epiphyties* **3**, 257-329.

COUTURIER A., ANTOINE A., ANDRIEU A. J., 1961. Observations préliminaires sur le déterminisme de l'envol du hanneton commun *M. melolontha* L. *C. R. Acad. Sci.*, **252**, 190-192.

COUTURIER A. et ROBERT P., 1965. Rythmes d'activité chez quelques *Melolonthides* (Coléoptères) dans « la distribution temporelle des activités animales et humaines ». *Masson et Cie Éd. Paris*, p. 19-35.

CRIDDLE H., 1918. The habits and control of white grubs in Manitoba. *Agric. Gaz. Can.* **5**, 449-454.

CROSS W. H., MITCHELL, 1964. Color chart for marking insects. *J. Econ. Ent.*, **57**, 301.

DANIELS N. E., 1966. Soil insect control and insecticidal residue detection *J. Econ.. Ent.*, **59**, 410-413.

DECKER G. C., BRUCE W. N., BIGGER J. H., 1965. The accumulation and dissipation of residues resulting from the use of aldrin in soils *J. Econ. Ent.*, **58**, 266-271.

ELLERTSON F. E., RITCHER P. O., 1959. Biology of rain beetles, *Pleocoma* sp. associated with fruit trees in Wasco and Hood River Countries. *Agric. Exp. Sta. Oregon state Coll., Corvalis*, 42 p.

EVANS W. G., GYRISCO G. G., 1958. The influence of light intensity on the nocturnal emergence of the european chafer. *Ecology*, **39**, 761-763.

EVANS W. G., GYRISCO G. G., 1959. A study on the flights habits of the european chafer. *Ent. Exp. App.*, **2**, 21-26.

FLEMING W. E., 1969. Attractants for the japanese beetle. *Agric. Res. Serv. U. S. D. A. Tec. Bull.*, 1939, 87 pp.

FLORES S. C., ABARCA M. R., 1961. Principales plagas de la câna de azucar en Mexico. *Inst. Mejor. Prod. Azuc., bol. divul.*, **4**, 101 p.

FROST S. W., 1954. Response of insects to black and white light. *J. Econ. Ent.*, **47**, 275-278.

FROST S. W., 1957. The Pennsylvania insect light trap. *J. Econ. Ent.*, **50**, 287-292.

GRUNER L., 1969. Le hanneton antillais *Phyllophaga pleei BL.* et ses dégâts en zone bananière de la Guadeloupe (*Coléoptère* : *Scarabaeidae*). *VII*e *Cong. Carib. Food Crops Soc.*, 148-155.

GUPPY J. C., HARCOURT D. G., 1970. Spatial pattern of the immature stages and teneral adults of *Phyllophaga* sp. (*Coleoptera* : *Scarabaeidae*) in a permanent meadow. *Canad. Ent.*, **102**, 1354-1359.

HAMMOND G. M., 1931. The white grub situation in eastern Canada. *Ann. Rep. Ent. Soc. Ontario*, **61**, 69-73.

HAMMOND G. H., 1960. La répression des Vers blancs (Hannetons) dans l'Est du Canada. *Min. Agric. Can., Publication 1969*, 11 p.

HAWLEY Ira M., 1949. The effect of summer rainfall on japanese beetle populations. *New York Ent. Soc.*, **57**, 167-176.

HAYES J. T., WHEELER A. G., 1968. Evidence for a sex attractant in *Heminepidius decoloratus* (*Coleoptera* : *Blateridae*). *Canad. Ent.*, **100**, 207-208.

HENZELL R. F., 1970. Phenol, an attractant for the male grass grub beetle. *Costelytra zealandica* (WHITE). *N. Z. Journ. Agric. Res.*, **13**, 294-296.

HOLMANN J. R., 1968. The effect of weather upon activity and population size in the sugarcane beetle. *Euetheola rugiceps* (LECONTE) *Diss. Clemson University*, Ph. D. 66 p.

HURPIN. B., 1955. Évolution des testicules et diapause de *Melolontha melolontha* L. *C. R. Acad. Sc.*, **241**, 1861-1863.

HURPIN B., 1956. Sorties et vols préalimentaires diurnes chez le hanneton commun (*Melolontha melolontha*). *Rev. Soc. Sav. Haute Normandie*, nº 1, 87-101.

HURPIN B., 1956. Influence des conditions atmosphériques sur les sorties préalimentaires du hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.). *Ann. Épiphyties.*, **2**, 333-361.

ILLINGWORTH J. P., DODD A. P., 1921. Australian sugar cane beetles and their allies. *Bull. Bur. Sug. Exp. Stns. Qd. Div. Ent.*, **16**, 104 p.

JACOBSON H., 1965. Insect sex attractant. *Inter. Sciences pub. New York*, 154 p.

JARVIS E., 1917. Notes on the habits and metamorphosis of *Lepidiota frencki* BLACK. *Bull. Bur. Sug. Exp. Stns Qd. Div. Ent.*, **5**, 14 p.

JARVIS J. L., 1966. Studies of *Phyllophaga anxia* (*Coleoptera* : *Scarabaeidae*) in the sandhills area of Nebraska. *J. Kans. Ent. Soc.*, **39**, 401-409.

JEPSON W. F., 1956. The biology and control of the sugar cane chafer beetles in Tanganyika. *Bull. Ent. Res.*, **47**, 377-387.

JOHNSON C. G., 1969. *Migrations and dispersal of insects by flight.* Ed. Methuen and Co London, p. 763.

KING E. W., 1963. The effect of temperature and rainfall on the spring emergence pattern of the carrot beetle, *Ligyrus gibbosus*. *Ann. Entom. Soc. Amer.*, **56**, 826-829.

KING E. W., 1969. Determination of the optimum rainfall conditions for spring emergence of the carrot beetle, *Ligyrus gibbosus* (*Coleoptera* : *Scarabaeidae*). *Ann. Entom. Soc. Amer.*, **62**, 1336-1339.

LANDA V., 1960. Origin development and function of the spermatophore in cockchafer (*Melolontha melolontha* L.). *Acta societatis entom. Tchecosloveniae*, **57**, 4.

LOPEZ A. W., 1931. *Rep. Philipp. Sug. Ass. Res. Bur.*, 273 p.

MARTORELL L. F., M. GAUD S., 1965. Status of important insect pests of sugar cane in Puerto Rico and their control. *Proc. Cong. Int. Sug. Cane Tech.*, **12**, 1298-1296.

MCGOVERN T. P., FIORI B., BEROZA M., INGANGI J. C., 1970. Propyl 1,4 -benzo-dioxan 2 carboxylate, a new attractant for the european chafer (*Amphimallon majalis*) *J. Econ. Ent.*, **63**, 168-171.

MILNE A., 1959 *a*. Biology and ecology of the garden chafer *Phyllopertha horticola* L. V. The flight season : sex proportion *Bull. Ent. Res.*, **50**, 39-62.

MILNE A., 1959 *b*. VI. The flight season reproduction states of females. *Bull. Ent. Res.*, **50**, 467-86.

MOUTIA L. A., 1936. The sugar cane white grub *Phytalus smithi* ARR. in *Mauritius*. *Proc. Int. Soc. Sug. Cane. Technol.*, **5**, 436-445.

NAIRN I. D., WONG H. R., 1965. Field Key to adult june beetles (*Phyllophaga* sp.) attacking coniferous plantations in Manitoba. *Ent. Soc. Manitoba Proc.*, **4**, 33-35.

NEISWANDER C. R., 1963. The distribution and abundance of may beetles in Ohio. *Ohio Agric. Exp. Sta. Res. Bull.*, **951**, 35 p.

OSBORNE C. D., HOYT C. P., 1970. Phenolic resins as chemical attractants for males of the grass grub beetle *Costelytra zealandica*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **63**, 1145-1147.

RAO S. B., 1964. The use of light traps to control the cockchafer *Lachnosterna bidentata* BURM. in Malayan rubber plantations. *J. Rubb. Res. Inst. Malaya*, **18**, 243-252.

RAO S. B., 1968. Cockchafers. *Rubb. Res. Inst. Malaya Planter's bull.*, **97**.

REINHARD H. J., 1940. The life history of *Phyllophaga lanceolata* (SAY) and *P. crinita* (BURM). *J. Econ. Ent.*, **33**, 572-578.

RŒLOPS W. L., PULVER D. W., FENG K. C., GAMBELL F. L., 1967. Attractancy tests with chromatographed european chafer extracts. *J. Econ. Ent.*, **60**, 869-870.

SCARAMUZZA L. C., 1959. A list of insects and animals affecting sugarcane in Cuba. *Proc. Cong. Int. Soc. Sug. Cane Tec.*, **10**, 944-999.

SCHNEIDER F., 1952 *a*. Auftreten und Ovarialentwincklung der Maikäfer *Melolontha vulgaris* F. *M. hippocastani* F. und *M. hippocastani* v. *nigripes* Com. an der alpinen Verbreitungsgrenze im hinterrheintal. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, **25**, 111-130.

SCHNEIDER F., 1952*b*. Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (*Melolontha vulgaris* F. und *M. hippocastani* F.) sowie über die Entstehung von Schwärmbahnen und Befalls Konzentrationen. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.*, **25**, 269-340.

SOO HOO C. F., ROBERTS R. J., 1965. Sex attraction in *Rhopaea* (*Coleoptera : Scarabaeidae*). *Nature*, **205** (4972), 724-725.

SOUTHWOOD T. R. E., 1966. *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations.* Ed. Methuen and Co London, 301 p.

SRIVASTAVA B. K., KHAN R. M., 1963. Bionomics and control of *Holotrichia insularis*. *Ind. J. Ent.*, **25**, 347-354.

STENGEL M., MEDIONI J., 1968. Étude électro-rétinographique de la sensibilité spectrale de l'œil composé chez le hanneton commun *Melolontha melolontha*. *Jour. Physiol.*, **60**, sup. 1, 310-311.

SWEENEY C., 1967. The *Scarabaeoidea* associated with sugar cane in Swaziland an account of preliminary investigations into the bionomics and control. *Swaziland Ministry Agric. Res. Bull.*, nº 16, 163 p.

SWEETMAN H. L., 1931. Preliminary report on the physical ecology of certain *Phyllophaga*. *Ecology*, **12**, 401-422.

TASHIRO M., FLEMING W. E., 1954. A trap for european chafer surveys. *J. Econ. Ent.*, **47**, 618-623.

TASHIRO M., HARTSOCK J. G., ROHWER G. G., 1967. Development of Blacklight traps for european chafer surveys. *Agric. Res. Serv. U. S. D. A. Techn. Bull.*, **1366**, 52 p.

TASHIRO H., GYRISCO G. G., *et al.*, 1969. Biology of the european chafer *Amphimallon majalis* (RAZ) in Northeastern United States. *N. Y. State Agric. Exp. Stat. Cornell. Univ. Bull.*, **828**, 71 p.

TRAVIS B. V., 1939. Habits of the june beetle *Phyllophaga lanceolata* (SAY) in Iowa. *J. Econ. Ent.*, **82**, 690.

WOLCOTT G. N., 1960. The rise and fall of the white grubs in Puerto Rico. *The Amer. Natur.*, **84**, 183-193.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3), 425-464.

# RECHERCHES SUR LES ENNEMIS DU CHAMPIGNON DE COUCHE (1)

## I. — Contribution a l'étude de la zoocénose des composts de champignonnière a *Agaricus bisporus* Lange

A. KERMARREC *

*Station de Recherches sur les Nématodes,*
*Centre de Recherches, I. N. R. A.,*
*06602 Antibes*

RÉSUMÉ

L'étude des zoocénoses des composts à agaric permet de mettre en évidence à l'aide de divers modes d'expression graphique et mathématiques, le caractère « extrême » de ces biotopes en ce qui concerne les nématodes. L'analyse de la dynamique de la nématofaune montre des successions d'espèces, des migrations spatiales et des éthologies de fuite souvent accompagnées de phorésies. Les relations de la nématofaune avec les phases biotiques et abiotiques du milieu sont complexes et discutées. En particulier, le prédatisme animal et surtout végétal permet d'envisager la mise au point de méthodes de lutte biologique.

## INTRODUCTION

La culture du champignon de couche, vieille de près de 3 siècles, est restée familiale et artisanale. Depuis quelques décades pourtant, une nette tendance à la rationnalisation et à l'industrialisation de cette production se dessine, imposée par la concurrence étrangère. Cependant, l'héritage de l'empirisme cultural et de l'ignorance dans laquelle cette agrobiocénose est restée jusqu'à nos jours est lourd de conséquences. L'une des plus graves est sans conteste l'endémisme parasitaire élevé et diversifié qui accompagne cette culture dans les quelques 800 souterrains mis en exploitation en France.

(1) Cette publication dans ses deux parties constitue le sujet principal d'une thèse de Docteur-Ingénieur (Montpellier, 1971).

* Adresse actuelle : Station de Zoologie et de Lutte biologique. Centre de Recherches agronomiques des Antilles et de la Guyane, I. N. R. A., 97170 Petit Bourg (Guadeloupe).

L'étude de la zoocénose du compost de champignonnière permet de réaliser un travail de synécologie où l'accent est mis sur les aspects quantitatifs et dynamiques des problèmes afin d'en définir les groupements dominants et permanents. La nématofaune sera analysée au moyen de divers modes d'expression dans sa physionomie statique et dans ses aspects dynamiques conditionnés par les facteurs bio-climatiques. La recherche de la place des nématodes dans l'environnement biotique est une introduction à des études plus générales sur la biologie de production des champignonnières qui ne peuvent être entreprises que sous l'angle des liaisons trophiques.

La mise en évidence des relations des communautés d'organismes avec le milieu permet, d'une part, de comprendre le jeu des compétitions animales et végétales ou certains déséquilibres peuvent amener la pullulation brusque d'une espèce nuisible et d'autre part d'expliquer la dégradation progressive de la culture. L'opportunité d'une critique pragmatique de certaines applications de la lutte chimique contre les ravageurs, mettant en cause les toxicités immédiate et rémanente, ainsi que le succès du combat, n'est plus à sous-estimer (GRISON, 1963). Cette étude s'intègre ainsi dans un contexte général qui vise à la connaissance approfondie des milieux pour la mise au point de méthodes de lutte biologique où l'objectif à atteindre n'est pas nécessairement l'éradication du ravageur, mais la disparition de sa nuisibilité.

## I. — ÉTUDE DE LA FAUNE

La zoocénose est analysée dans deux types de cultures en caisses : après un compostage court de 2 retournes du fumier (milieu « court ») et après un long de 4 retournes (milieu « long »). Le compost, réparti à raison de 15 kg frais par caisse est inoculé avec le « blanc de semence » Somycel nº 30. Les cultures se font sans pasteurisation préalable.

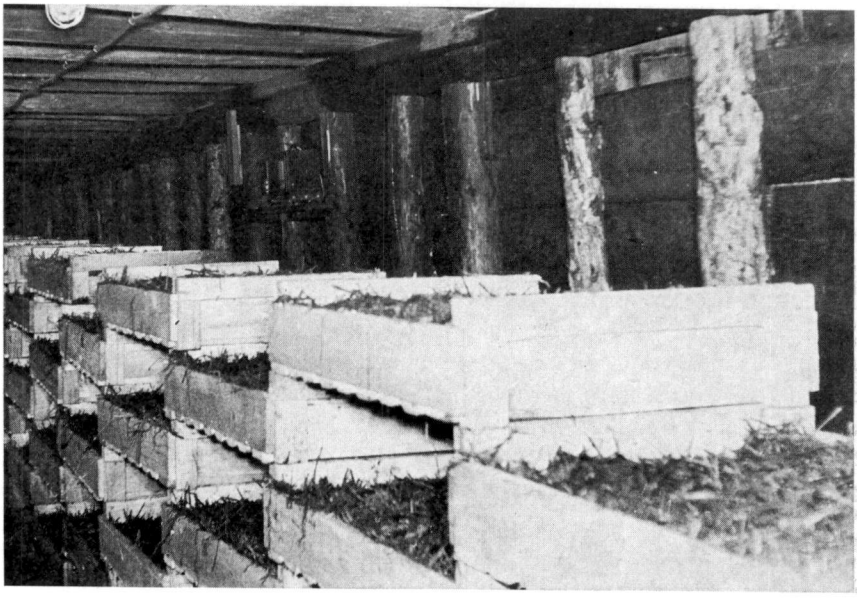


FIG. 1. — *Culture en caisses dans la cave expérimentale du laboratoire*

## A. — L'ÉCHANTILLONNAGE DE LA MICROFAUNE

### a. — *Choix et définition de la station*

L'étude des distributions spatiales, des migrations verticales et horizontales et des fluctuations des populations n'est possible que dans un milieu homogène aux paramètres quantifiés et contrôlés. Aussi, la station devra répondre à la règle des 4 unités (VANNIER, et CANCELA DA FONSECA, 1966).

1. *Unité topographique.*

La culture est faite dans une cave parallélépipédique (17 × 2 × 2, 75 m) de topographie homogène et dont les murs et le plafond sont coffrés de bois. Le sol est en terre battue. La porte d'accès, située sur un petit côté, est opposée au ventilateur. Le volume d'air libre est de 85 $m^3$ et celui occupé par les caisses pleines de 8 $m^3$.

2. *Unité climatique.*

La masse de terre et de pierres qui enveloppe la cave forme un écran aux fluctuations thermiques et hygrométriques nycthémérales et saisonnières. Cependant, le renouvellement indispensable de l'atmosphère (6 fois par heure) pour éviter l'accumulation de $CO_2$, impose une ventilation au cours de laquelle le climat extérieur influe sur le microclimat de la cave. Les appareils enregistreurs ont mis en évidence une température moyenne relativement stable (17°C) et une hygrométrie moyenne de 85 p. 100. Les sondes d'un logomètre à bande ont montré que les fluctuations thermiques de l'air ambiant n'affectent pas le climat interne du compost qui reste uniforme. Son hygrométrie varie de 50 à 70 p. 100 avec un gradient vers le fond de la caisse plus humide. Des humectations journalières devraient atténuer cette hétérogénéité.

3. *Unité pédologique.*

Aux caractéristiques physiques et chimiques du milieu correspondent les mouvements de la faune, sa dynamique, ainsi que la présence (ou l'absence) de certaines espèces. Parmi les facteurs qui nous intéressent, l'azote joue un rôle fonctionnel et structural important (6,4 p. 100 du poids sec du carpophore). Il est présent dans le milieu sous quatre formes : les nitrites (traces), les nitrates, l'ammoniaque et l'azote organique.

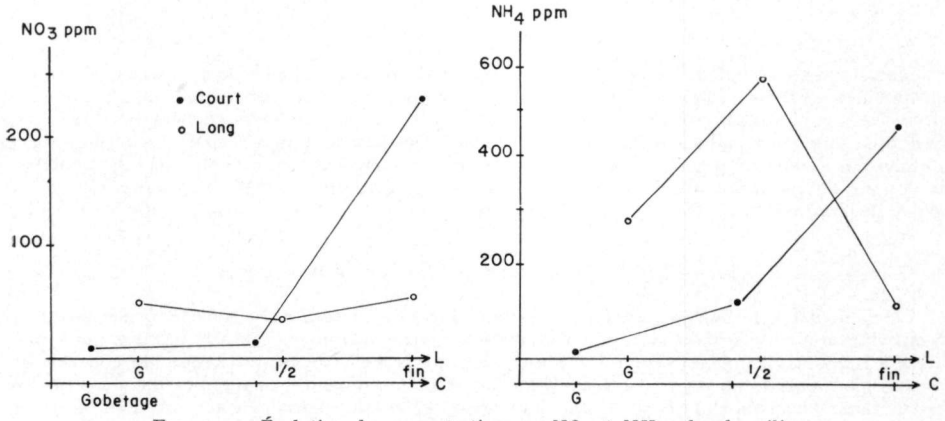



FIG. 2. — *Évolution des concentrations en $NO_3$ et $NH_4$ selon le milieu*
L : milieu long ; C : milieu court

Le milieu très tamponné à l'acidification au-dessous de pH 6,5 l'est beaucoup moins à la basification au-dessus de pH 7.

La remontée du pH en « court » est liée aux fluctuations de la concentration en $NH_4$. L'analyse chimique a décelé une salinité apparente élevée (2,4 p. 100). La salinité réelle montre que près de la moitié des anions sont des sulfates. Notons, enfin, une discontinuité physique et ionique entre la terre de gobetage et le compost sous-jacent.

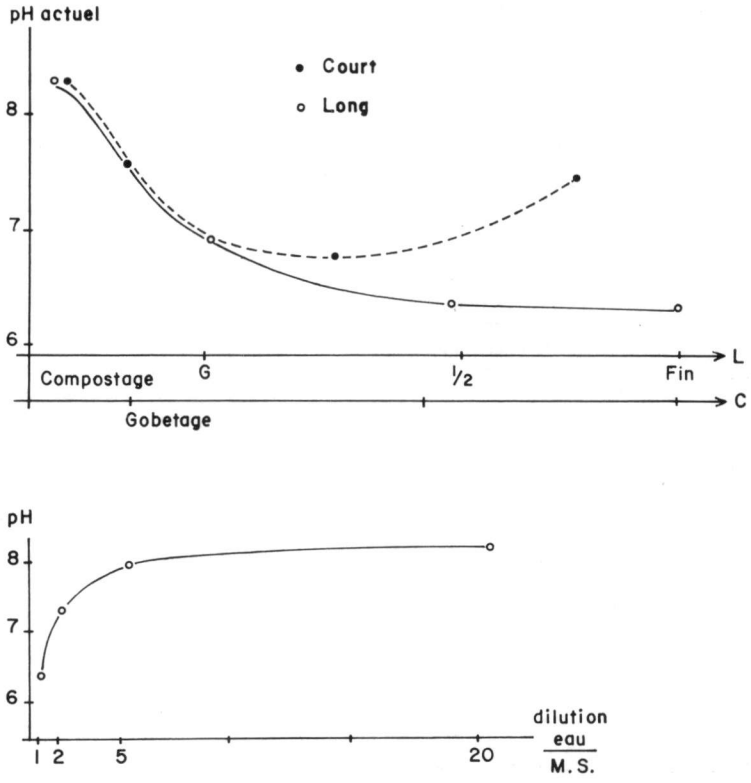



FIG. 3. — *Évolution du pH selon le milieu*

4. *Unité floristique.*

Mac FADYEN (1963) insiste sur le fait qu'une analyse de la faune d'où l'on exclurait systématiquement celle de la flore serait sans valeur. Les analyses de la microbiocénose des composts cultivés sont récentes : FORDYCE (1970) et TIMBERNON (1971) ont étudié les séquences écologiques des populations microbiennes et mis en évidence un processus de remplacement des formes thermophiles par les mésophiles. Bactéries, actinomycètes et champignons inférieurs entrent en compétition pour l'exploitation d'un milieu essentiellement organique dont la microbiocénose est le théâtre de successions rapides de types écologiques.

b. — *Les prélèvements et les méthodes d'extraction*

L'échantillon que l'on extrait du milieu est l'unité de toute analyse biocénotique. Sa taille est en relation étroite avec la méthode d'extraction choisie, elle-même liée à la fraction de la zoocénose à isoler. La faune se composant principalement de nématodes, d'acariens, de collemboles et accessoirement de larves d'insectes divers, il est indispensable de combiner deux méthodes d'extraction : l'entonnoir de Berlese pour les arthropodes et la centrifugation-flottaison pour les animaux vermiformes à cuticules molles. La comparaison de ces deux méthodes ne porte en fait que sur l'extraction de l'acariofaune pour laquelle il est intéressant de connaître la proportion des formes créophages par rapport aux détritiphages et mycophages.

Les prélèvements se font à la main, par échantillonnages multiples afin d'atténuer l'effet de l'hétérogénéité de la répartition de la faune sur le résultat. Trois niveaux sont concernés par la prise d'échantillon : le gobetage et les premiers centimètres de compost (niveau A) ; le milieu de la tranche (niveau B) et le fond de la caisse (niveau C). L'échantillonnage soumis à la méthode dynamique est de 25 g frais et de 100 g pour la méthode mécanique (soit 1/150e du substrat). Le taux d'humidité estimé à l'étuve (110°C/24 h) permet d'ajuster les résultats à 50 g de matériel sec.

L'extracteur de Berlese, monté dans un sous-sol au climat tamponné (17°C ± 3° ; 64 p. 100 ± 10 H R), est d'un type simple.

Sous l'ampoule règne une température de 60°C avec 0 p. 100 HR. L'humidité relative du compost traité passe de 60 p. 100 à 3 p. 100. VANNIER (1967 *a*, *b*, *c*) a montré la nécessité de déterminer le seuil critique de teneur en eau du substrat qui déclenche la fuite des microarthropodes face à son dessèchement. Dans notre appareil, la température est le facteur décisif dans l'étho-

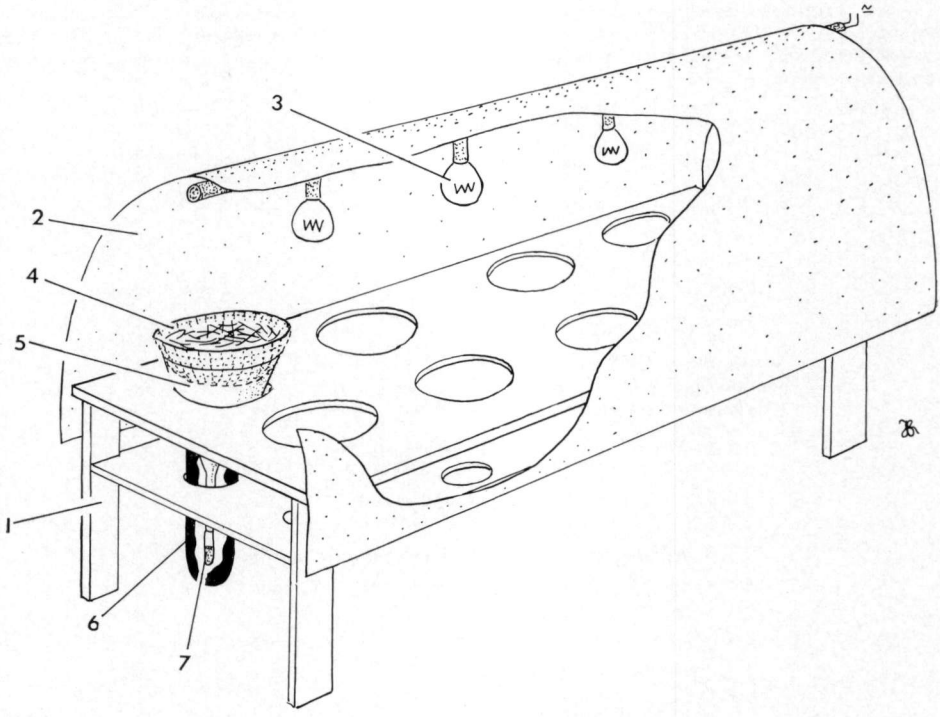



FIG. 4. — *Extracteur de Berlese*

1 : porte entonnoir, 2 : réflecteur en papier aluminium, 3 : ampoule de 100 W (4), 4 : toile nylon à larges mailles contenant les 25 g de compost, 5 : entonnoir en verre, 6 : cache noir, 7 : éprouvette à alcool

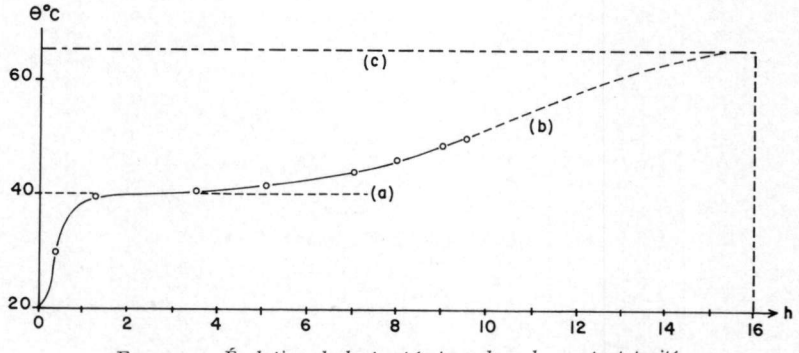



FIG. 5. — *Évolution de la température dans le compost traité*

*a* : température limite de refroidissement.
*b* : température de l'échantillon ;
*c* : température d'extraction.

logie de fuite. La durée optimale d'extraction est déterminée à l'aide d'un logomètre à bande dont une sonde est fichée dans le compost traité. La sonde thermique étant limitée à 50°C, nous avons extrapolé et fixé à 16 h la durée minimale d'extraction.

La méthode mécanique comporte un plus grand nombre d'opérations : lavage, tamisage, première centrifugation avec du kaolin pour éliminer le surnageant sans perdre les animaux ; seconde centrifugation dans une solution de sucrose après homogénéisation au vibromixer et concentration finale sur un tamis de 5 microns avant dénombrement dans une coupelle de De Grisse ou une lame de Peters. (KERMARREC, SCOTTO LA MASSÈSE, 1972).

Six répétitions de chaque méthode d'extraction sont effectuées à partir d'un échantillon homogénéisé. A chaque répétition, le culot de la première centrifugation au sucre ($S_1$) est recyclé deux fois, $S_3$ , $S_2$. L'acariofaune est dénombrée en trois groupes : acariformes, gamasiformes et hypopes.

TABLEAU 1

*Résultats bruts pour le Berlese*

| | Répétitions | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Groupes | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | moyennes |
| Acariformes | 63 | 39 | 67 | 39 | 53 | 34 | 49 |
| Gamasiformes | 144 | 105 | 163 | 58 | 158 | 87 | 119 |
| Hypopes | 29 | 53 | 34 | 20 | 48 | 20 | 34 |

TABLEAU 2

*Résultats bruts pour la centrifugation-flottaison*

A : Acaridés ; G : Gamasides ; H : Hypopes

| | Répétitions | | | | | | | | | 4 | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | | | 2 | | | 3 | | | | | |
| | A | G | H | A | G | H | A | G | H | A | G | H |
| $S_1$ | 122 | 100 | 64 | 149 | 138 | 40 | 114 | 84 | 49 | 113 | 103 | 36 |
| $S_2$ | 26 | 24 | 10 | 28 | 19 | 9 | 37 | 38 | 12 | 22 | 28 | 15 |
| $S_3$ | 9 | 5 | 4 | 7 | 4 | 2 | 8 | 6 | 4 | 3 | 10 | 6 |

| | 5 | | | 6 | | | Moyennes | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | A | G | H | A | G | H | A | G | H |
| $S_1$ | 157 | 142 | 44 | 100 | 116 | 44 | 126 | 114 | 46 |
| $S_2$ | 25 | 20 | 7 | 14 | 14 | 12 | 25 | 24 | 11 |
| $S_3$ | 7 | 3 | 3 | 8 | 7 | 3 | 7 | 6 | 4 |

Ces données ont été traitées sur programmes AVFAC/CORAN/AVFAC pour analyses de variances sur toutes les données et test de Duncan.

Il apparaît que l'extracteur de Berlese convient mieux aux formes agiles et véloces (Gamasides), plus aptes à fuir le stimulus thermodynamique. Les formes plus lourdes (Acaridés) sont gênées dans leur fuite par la lenteur de leurs mouvements et par leurs sètes dorsaux. La méthode mécanique est alors supérieure à P = 0,01. Les hypopes, formes phorétiques, prêtes à fuir le milieu, sont obtenus d'une manière sensiblement identique par les deux traitements. Si l'on ajoute au produit de la première centrifugation au sucre ($S_1$) ceux des deux suivantes ($S_2$ et $S_3$), alors seule l'extraction des Gamasides reste indifférente au traitement. Ce procédé apporterait une

TABLEAU 3

*Résultats traités : analyse de variance avec Berlese*

| | Acaridiés | | | | Gamasides | | | | Hypopes | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| P | 0,05 | | 0,01 | | 0,05 | | 0,01 | | 0,05 | | 0,01 | |
| Berlese | + | | + | | + | | + | | + | | + | |
| | + | | + | | + | | + | | + | | + | |
| | | | | | + | | + | | + | | + | |
| $S_1$ | | + | | + | + | | + | | + | + | + | + |
| | | + | | + | + | | + | | | + | | + |
| | | + | | + | | | + | | | + | | + |
| $S_1 + S_2$ | | + | + | + | + | | + | | | + | + | + |
| | | | + | + | + | | + | | | | | + |
| | | | + | + | + | | + | | | | + | + |
| $S_1 + S_2 + S_3$ | | | + | + | + | | + | | | | + | + |

TABLEAU 4

*Résultats traités : analyse de variance sans Berlese*

| | Acaridiés | | | | Gamasides | | | | Hypopes | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| P | 0,05 | | 0,01 | | 0,05 | | 0,01 | | 0,05 | | 0,01 | |
| | | | + | | + | | + | | + | | + | |
| | + | | + | | + | | + | | + | | + | |
| $S_1$ | + | | + | | + | | + | | + | | + | |
| | + | | | + | | + | | + | | + | | + |
| | + | | | + | | + | | + | | + | | + |
| $S_1 + S$ | | + | | + | | + | | + | | + | | + |
| | | + | | + | | + | | + | | | + | + |
| | | + | | + | | + | | + | | | + | + |
| $S_1 + S_2 + S_3$ | | | + | + | | + | | + | | | + | + |
| | | | + | | | | | | | | | |

amélioration notable aux résultats de la méthode mécanique si le supplément de travail impliqué n'était prohibitif. C'est la raison pour laquelle nous avons combiné les deux méthodes à chaque échantillonnage. L'usage des extracteurs automatiques autorise cependant les comparaisons car les erreurs se font toujours dans le même sens pour un appareil donné. Notons encore que la centrifugation-flottaison est exhaustive : les animaux vivants, morts ou moribonds sont obtenus en une fois. Cette méthode est la seule à permettre l'analyse des causes de la mortalité des animaux.

c. — *Le tri et le dénombrement de la microfaune*

1. *Cas des nématodes.*

Le produit de l'extraction des nématodes est porté à 100 ml dans un verre à pied. Après homogénéisation de la suspension, 1 ml est pipetté et versé dans une lame de Peters, construite sur le principe de l'hématimètre. Suivant le niveau de la population observé dans la première lame, l'opération est répétée ou non pour diminuer l'erreur (KERMARREC, 1969 *a*). Le résultat final est donné pour 50 g de compost sec par la formule :

$$N = \frac{500 \sum_{1}^{l} n_i}{l(100 - t)}$$

ou $n_i$ est le nombre d'individus dénombrés d'une espèce ; $t$ la teneur en eau du substrat (p. 100) et $l$ le nombre de lames analysées. Après dénombrement, la suspension de nématodes est concentrée sur un tamis de 5 microns d'ouverture de maille et observée dans sa totalité pour repérer d'une part les espèces rares dont l'apparition dans la lame suit une distribution de Poisson et, d'autre part, les cas de parasitisme ou pathologiques.

2. *Cas des arthropodes.*

Le tube à alcool est vidé dans une coupelle de De Grisse dont les bords inclinés évitent la déformation de l'image par le ménisque. La totalité de la faune extraite est alors dénombrée par espèce (Collemboles) ou par groupes écologiques (Acariens). Le résultat est ramené à 50 g de substrat sec par :

$$N = \frac{200n}{100 - t}$$

où $n$ est le nombre d'individus d'une espèce et $t$ la teneur en eau (p. 100).

## B. — STRUCTURE STATIQUE DU PEUPLEMENT ANIMAL

### a. — *Aspect général de la zoocénose*

La description d'une zoocénose n'a d'intérêt que dans la mesure où elle tente d'éclairer les lois qui régissent la communauté. L'observation et l'interprétation des structures qualitatives et quantitatives, statiques et dynamiques, permettent d'obtenir une image synthétique des rapports internes où les éléments seront présentés sous l'angle de leur fonction dans l'unité biocénotique.

1. *Abondance et taille des individus.*

La communauté est très riche en individus. Les amplitudes maximales observées pour chaque groupe zoologique et type de culture sont les suivantes : tableau 5.

Cette abondance reste insoupçonnable car la taille de la majorité des individus est inférieure au millimètre. La rareté des formes macroscopiques est la règle générale. Les animaux les plus volumineux sont les coléoptères (Carabides, Staphylinides), les diptères (Sciarides, Phorides) et les hyménoptères (fourmis).

2. *Les dominances.*

S'en tenir à une liste d'espèce c'est, ainsi que l'affirme TISCHLER (1951), « rétrécir la doctrine des communautés de vie à un degré préliminaire et descriptif de l'écologie ». Le critère de dominance, lié à l'influence exercée par les espèces qui composent

la zoocénose, permet la représentation de la structure statique de la communauté. Cependant, les nombres seuls n'auront de sens qu'associés aux notions de fonction écologique et de biomasse qui éclairent le rôle et l'importance de l'espèce dans les chaînes trophiques (RICOU, 1967).

TABLEAU 5

*Amplitude des populations animales par caisse et par type de culture*
(compostage court et long)

| | Nématodes | | | Acariens | |
|---|---|---|---|---|---|
| | minimum | maximum | | minimum | maximum |
| Court | 2 050 000 | 5 584 000 | Court | 6 600 | 69 100 |
| Long | 232 500 | 30 810 000 | Long | 2 750 | 97 800 |
| | Collemboles | | | Larves d'insectes | |
| | minimum | maximum | | minimum | maximum |
| Court | 16 850 | 153 000 | Court | — | 16 500 |
| Long | — | 31 300 | Long | — | 150 |

2. I. *Données quantitatives.*

2. II. *Structure globale des zoocénoses.* — Pour chaque type de culture, la valeur retenue est une moyenne des résultats des trois niveaux de prélèvements. Les approximations pondérales utilisées sont les suivantes par individu : nématode = 1 γ ; collembole et acarien : 10 γ ; enchytraeide : 100 γ ; larve de Sciaride : 300 γ.

TABLEAU 6

*Comparaison de la densité animale avec d'autres biotopes*
(en partie d'après DUVIGNEAU *et al.*, 1963)

Les nombres d'individus sont donnés pour 1 m²

| Biotope | Nématodes | Acariens | Collemboles | Enchytraeides | Insectes |
|---|---|---|---|---|---|
| Forêt | $6 \cdot 10^6$ | $8 \cdot 10^4$ | $4 \cdot 10^4$ | $3{,}5 \cdot 10^3$ | $3 \cdot 10^3$ |
| Prairie | $5 \cdot 10^6$ | $4 \cdot 10^4$ | $2 \cdot 10^4$ | $10{,}5 \cdot 10^3$ | $4{,}5 \cdot 10^3$ |
| Culture | $4{,}5 \cdot 10^6$ | $1 \cdot 10^4$ | $1 \cdot 10^4$ | $2 \cdot 10^3$ | $1 \cdot 10^3$ |
| Compost | $71 \cdot 10^6$ | $22 \cdot 10^4$ | $35 \cdot 10^4$ | $2 \cdot 10^3$ | $60 \cdot 10^3$ |

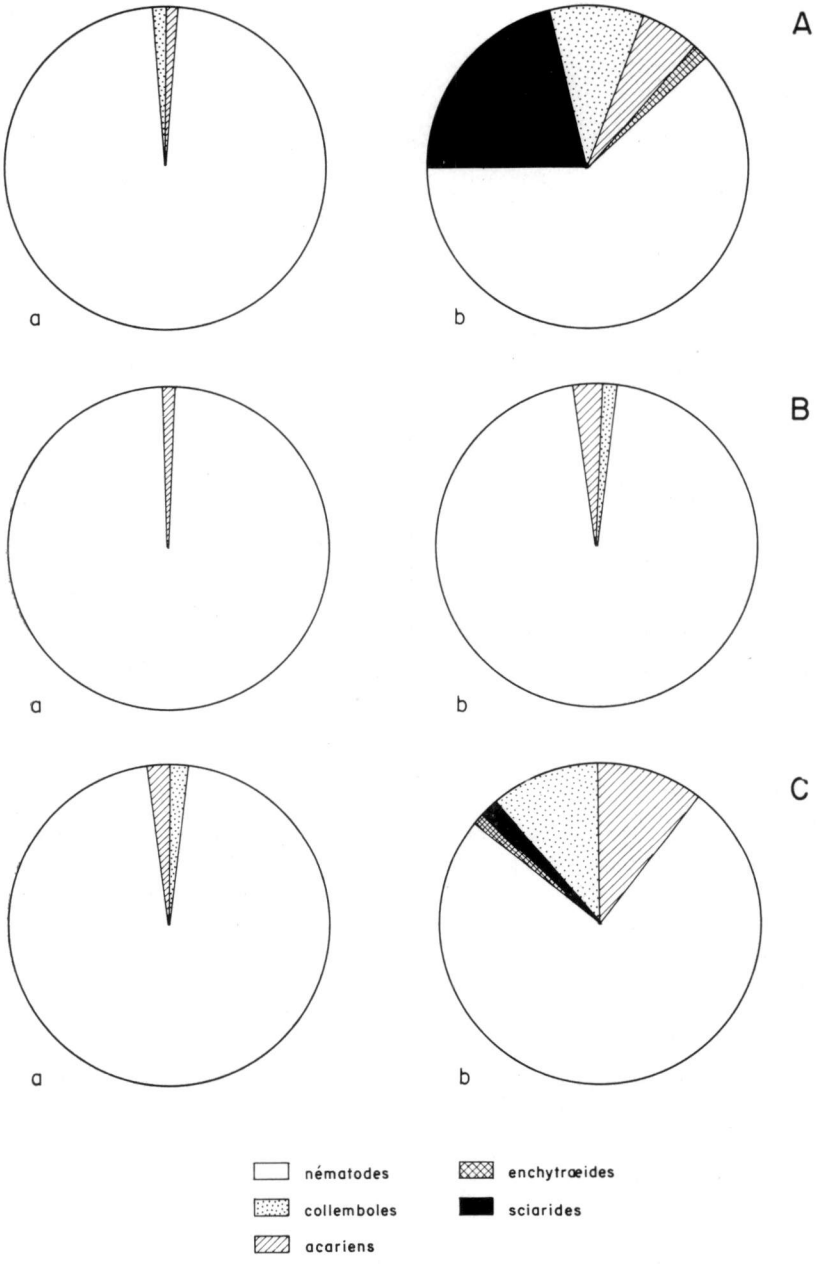



FIG. 6. — *Structure des Zoocénoses*

A : milieu « court »
B : milieu « long » sur toute la durée de la culture
C : milieu « long » avant l'apparition du Tylenchide mycophage
*a.* représentation en nombre,
*b.* en masse.

Les nématodes dominent la zoocénose en nombre et en masse. On remarquera cependant une distorsion entre ces deux grandeurs, chose classique dans d'autres biotopes (RICOU, 1967). La croissance quasi exponentielle de la population du Tylenchide mycophage *Ditylenchus myceliophagus* dans le milieu « long » annule presque totalement cette distorsion. Avant cette explosion, et mises à part les larves de Sciarides, les structures globales en nombre et en masse des deux milieux sont semblables.

2. 12. *Comparaison de la densité pour les mêmes groupes d'animaux avec d'autres biotopes* (tabl. 6).

Le compost héberge donc une faune de métazoaires plus dense que la plupart des autres biotopes.

2. 2. *Données qualitatives.*

2. 21. *La nématofaune.* — Quelques analyses nématologiques complètes de composts ont été effectuées à l'étranger (WEINGARTNER, 1953 ; PAESLER, 1957 et 1960 ; SUMENKOVA, 1964 et 1965 ; BRZESKI et JANKOWSKA, 1966 ; CHOLEVA, 1966 et 1969. Seuls les travaux de PAESLER et de SUMENKOVA abordent l'aspect dynamique, mais sans approfondir l'analyse synécologique qui permet de replacer les nématodes dans leurs contextes biotique et abiotique.

Nous présenterons la nématofaune en trois étapes : l'apport du fumier frais ; l'apport de la terre de gobetage et du blanc de semence et la faune pendant la culture.

— L'apport du fumier frais : le fumier de cheval, fraîchement sorti des écuries, ne contient que peu de nématodes, tous saprophages ou zooparasites expulsés dans la litière avec les défécations. Ce mélange de paille et de crottins, humidifié par les urines commence à fermenter dès sa mise en tas sur l'aire d'abattage. La température de la masse dépasse rapidement les limites compatibles avec la vie. Cependant, les réactions biochimiques exothermiques qui sont à l'origine de cette chaleur (70-75°C) ne se font pas avec la même intensité dans toute la masse du tas. C'est pourquoi, en dépit des soins apportés à l'accomplissement de cette fermentation dirigée et contrôlée, il subsiste toujours des nids de Rhabditides qui seront à l'origine des populations du compost en caisse.

— L'apport de la terre de gobetage : le milieu édaphique cultivé est riche en nématodes de divers ordres. L'analyse nématologique de la phase terreuse avant son emploi a révélé la présence de : (tabl. 7)

Parmi ces espèces, seront à craindre en tant que mycophages plus ou moins polyvalents : *Tylenchus* sp. ; *Aphelenchus avenae* ; *Aphelenchoides parietinus*. Le genre *Seinura* est créophage, prédateur de nématodes et son introduction est souhaitable ainsi que l'a montré CAYROL (1970 *a*). Il n'en reste pas moins qu'il est conseillé de traiter ce sol à la chaleur ou avec un nématicide avant son emploi. Cependant, ces traitements, comme la pasteurisation du fumier, ne sont jamais totalement éradicants. Le mycophage le plus dangereux : *Ditylenchus myceliophagus*, est endémique. L'origine de son parasitisme se trouve dans la nature, sur *Clitocybe infondibuliformis* et *Russula lepida* du Mercantour. Ce nématode peut donc être introduit avec la terre de gobetage.

— L'apport par le blanc de semence : Autrefois, on prélevait le blanc dans la

TABLEAU 7

*Nématofaune de la terre de Gobetage*

Fonction écologie
S : saprophage : M : mycophage, Ph : phytophage ; C : créophage

| Sous-classe | Ordre et sous-ordre | Genre et espèce | Fonction écologique | Importance relative |
|---|---|---|---|---|
| Aphasmidiens | Dorylaimida | *Aporcelaimus* | S | + |
| | | *Diphtherophora* | Ph | ++ |
| | | *Xiphinema americanum* | Ph | + |
| Phasmidiens | Rhabditida | *Rhabditis* | S | +++ |
| | Tylenchina | *Tylenchus* | M | + |
| | | *Boleodorus thylactus* | Ph | ++++ |
| | | *Tylenchorhynchus* | Ph | ++ |
| | | *Rotylenchulus borealis* | Ph | +++ |
| | | *Paratylenchus* | Ph | + |
| | | *Macroposthonia antipolitana* | Ph | ++ |
| | Aphelenchina | *Aphelenchus avenae* | M | +++ |
| | | *Aphelenchoides parietinus* | M | ++ |
| | | *Seinura* | C | ++ |

nature pour ensemencer les champignonnières. Cette pratique entraînait une colonisation des composts par les nématodes mycophages des milieux naturels. Actuellement, le blanc de semence est cultivé et commercialisé par divers établissements spécialisés. Cependant, il arrive que des stérilisations mal conduites et des mesures prophylactiques insuffisantes entraînent l'apport de quelques *D. myceliophagus* par le blanc industriel. Cet inoculum suffit à contaminer toute une exploitation.

— La nématofaune pendant la culture : la composition qualitative des nématofaunes de nos composts d'étude est comparée à celles de 4 composts d'origines diverses.

Les nématofaunes des composts cultivés, détaillées par les auteurs précédemment cités, se composent également d'une majorité de *Rhabditida* saprophages (60 p. 100), ainsi que dans une moindre mesure (33 p. 100) des inévitables *Tylenchida* mycophages. PAESLER (1957) dénombra, dans 5 prélèvements répartis sur 9 mois, jusqu'à 70 espèces de nématodes distribuées en 24 genres. Tous ces auteurs signalent également la présence (7 p. 100) de *Tylenchida* reconnus phytophages, ainsi que quelques *Dorylaimida*. L'incidence de ces formes dans le compost est aberrante et ne s'explique que par une introduction avec la terre de gobetage ou avec les eaux d'infiltration. Leurs populations, toujours très faibles, ont un caractère éphémère. Ces nématodes doivent être considérés comme accidentels et étrangers au biotope.

— Fonction écologique et morphologique du stoma : la forme de la capsule buccale est souvent corrélée au type d'alimentation La présence d'un stylet creux

TABLEAU 8

*Comparaison des nématodes de divers composts*

\+ très rare ; ++++ abondant ;
++ rare ; +++++ dominante.
+++ fréquente ;

I : Laboratoire d'Antibes (06)
II : Saint-Pattern (72)
III : La Bedoule (13)
IV : La Destrousse (13)
V : Biot (06) ; (ce dernier n'a pas reçu de blanc de semence)

| Espèces | I | II | III | IV | V | Fonction écologique |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Tylenchida* | | | | | | |
| *Tylenchus* sp. | + | | | | | M |
| *D. myceliophagus* | +++++ | +++ | ++++ | ++++ | +++ | M |
| *D. intermedius* | | | | | ++++ | M |
| *Hexatylus viviparus* | ++ | | | | | M |
| *A. parietinus* / *A. saprophilus* | ++++ | ++++ | +++ | ++++ | +++ | M |
| *Seinura oxura* | +++ | +++ | +++ | +++ | ++ | C |
| *Heterodera* sp. | + | | | | | Ph |
| *Rhabditida* | | | | | | |
| *Rhabditis axei* | +++++ | | ++++ | | | S |
| *R. musicola* | | | | | +++ | S |
| *Mesorhabditis spiculigera* | +++ | | ++ | | +++ | S |
| *Pelodera cylindrica* | ++ | | +++ | | | S |
| *P. teres* | ++ | +++++ | | | | S |
| *Cruznema lambdiensis* | +++ | | | | +++ | S |
| *Caenorhabditis dolichura* | +++++ | | ++++ | +++ | | S |
| *Bunonema richtersi* | +++ | | | | | S |
| *Bunonematinae* | ++ | +++ | ++ | ++ | +++ | S |
| *Panagrolainus rigidus* | +++ | ++ | +++ | | +++ | S |
| *Cephalobus* sp. | +++ | | | ++ | | S |
| *Acrobeles ciliatus* | ++ | | | +++ | | S |
| *Demaniella cibourgensis* | | | | | ++++ | S |
| *Metadiplogaster inaequidens* | +++ | | | | | S |
| *Mesodiplogaster lheritieri* | | | | +++ | | S-C |
| *Hemidiplogaster* sp. | | | +++ | | | S |
| *Butlerius filicaudatus* | + | | | | | S-C |
| *Mononchoides striatus* | +++ | | | | | S-C |
| *Diploscapter coronata* | ++++ | | | | | S |
| *Araeolaimida* | | | | | | |
| *Plectus* sp. | + | | | | | S |
| *Dorylaimida* | | | | | | |
| *Dorylaimus* sp. | + | | | | | C-S |

(*Tylenchida*) dénote une prise de nourriture du type piqueur-suceur (fig. 7-8). Chez les *Rhabditida* un stoma tubulaire (fig. 9-11) n'autorise qu'une alimentation particulaire (bactéries, suspensions de matières organiques...). Dans le même ordre, le genre *Mononchoides* (fig. 12) possède un stoma très ouvert et armé de dents : c'est un redoutable carnivore qui se nourrit de nématodes en particulier.

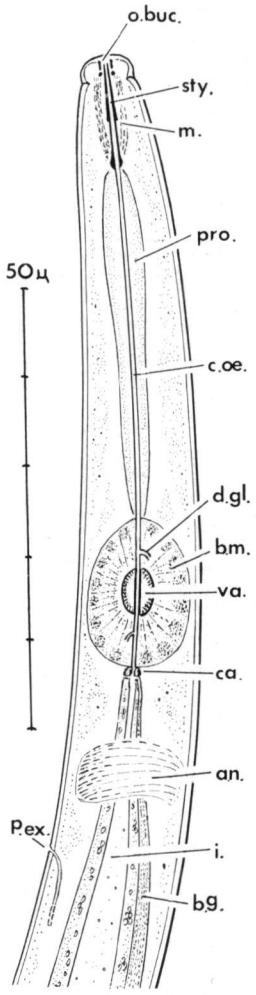



FIG. 7. — *Ditylenchus myceliophagus*

Légende commune aux figures 7 à 12 :

*a* : amphide ; an : anneau nerveaux ; bm : bulbe médian ; bp : bulbe postérieure ; ca : cardia ; cb : crochets buccaux ; chrh : cheilorhabdions ; cheilo : cheilostome ; Cr : crêtes cuticulaires ; cu : cuticule ; gl. ex. : glande excrétrice ; go : gonade ; hz : hémizonide ; i : intestin ; isth : isthme ; l. oe : lumière œsophagienne ; m : muscles protracteurs du stylet ; m. so : musculature somatique ; méso : mésostome : méta : métastome ; n. gl : noyau glandulaire ; p. ex : pore excréteur ; pl : pseudolèvre ; pro : prostome ; proc : procorpus ; psc : pseudocoele ; sty : stylet ; st. ce : structures cephaliques ; sto : stoma ; str. cu : striations cuticulaires ; télo : télostome ; bub. : tubercules cuticulaires ; va : valve.

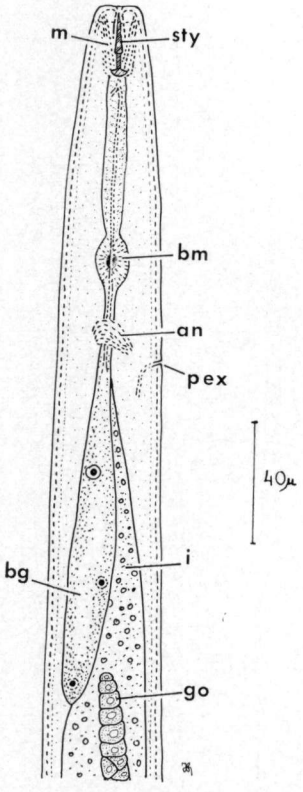



FIG. 8. — *Aphelenchoididae*

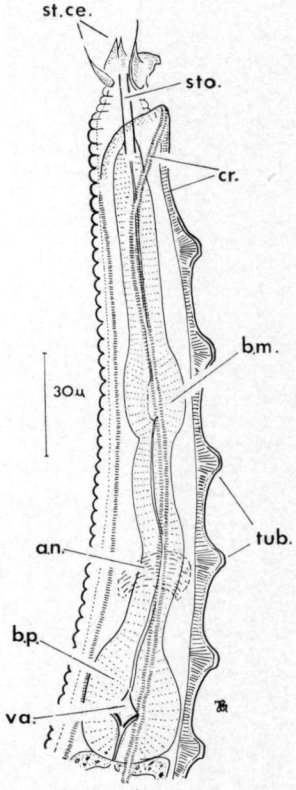



FIG. 9. — *Bunonema*

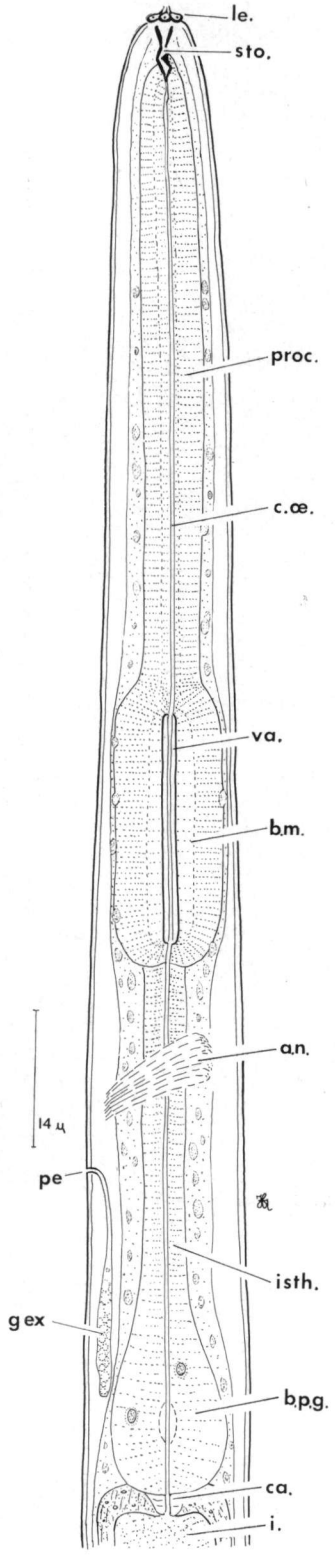



FIG. 10. — *Demaniella*

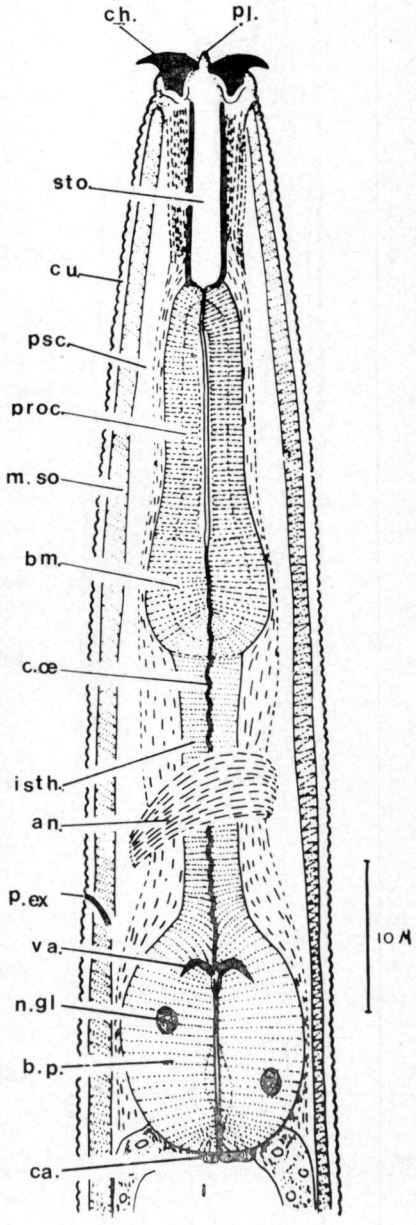



FIG. 11. — *Diploscapter*

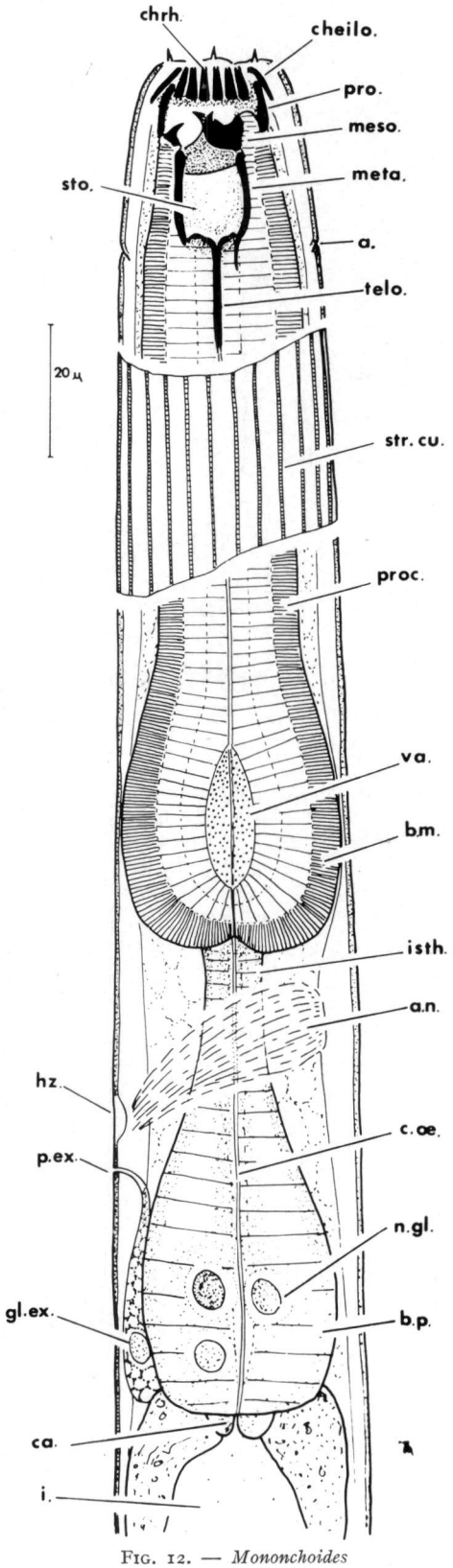



FIG. 12. — *Mononchoides*

2. 22. *La faune des arthropodes.*

— Les collemboles : les espèces rencontrées dans ce milieu appartiennent aux Arthropleona : *Xenylla welchi* (poduromorphe, *Hypogastruridae*), *Proisotoma minuta* (entomobryomorphe, *Isotomidae*), *Lepidocyrtus fimetarius* (entomobryomorphe, *Entomobryidae*). Le principal apport est dû au fumier, qui laissé à l'air libre sur l'aire d'abattage, se peuple très vite.

TABLEAU 9

*Présence des espèces à divers stades de la culture*

| Espèce | Terre de gobetage | Fumier | Compost jeune | Compost usé |
|---|---|---|---|---|
| *X. welchi* ..... | + | +++++ | ++++ | +++++ |
| *P. minuta* ..... | + | +++ | +++ | +++ |
| *L. fimetarius* ... | — | + | + | +++ |

TABLEAU 10

*Présence des espèces dans d'autres caves*
(voir tabl. 8)

| Espèce | I | II | III | IV | V |
|---|---|---|---|---|---|
| *X. welchi* ..... | +++++ | | +++++ | | |
| *P. minuta* ..... | ++++ | +++++ | ++ | +++++ | +++ |
| *L. fimetarius* ..... | ++ | | ++ | | |

Ces espèces sont communes dans ce biotope, sans qu'il y ait une inféodation précise (CASSAGNAU, comm. pers.). D'autres auteurs ont mis en évidence la présence de *Hypogastrura purpurascens, H. armata, H. manubrialis* et *H. ripperi,* ainsi que de *Achorutes armatus, Ceratophysella armata, Isotoma* sp., *Lepidocyrtus* sp. et *Pseudosinella* sp.

— Les coléoptères : les espèces suivantes sont communément rencontrées dans les caves en culture : *Aphodius fimetarius, A. podromus* et *A. subterraneus* que l'on nomme « Suisses ». S'y ajoutent le « curé » ou *Laemosthenus terricola* et des Staphylinides carnivores tel *Philonthus varians* qui ne dédaigne ni les microarthropodes, ni les nématodes.

— Les hyménoptères : des colonies de fourmis, dont on remarque les processions sur les caisses de culture, trouvent leur subsistance à partir des éléments morts et vivants (collemboles) du compost.

— Les diptères : HUSSEY (1960) signale dans les champignonnières d'Europe occidentale des Phorides des genres : *Aphiochaeta* et *Megaselia* (*M. nigra, M. hal-*

*terata*, *M. bovista*). Aux États-Unis, en plus de *M. nigra*, *M. flavinervis*, *M. agarici* et *M. iriquoiana*, on trouve également *M. plurispinosa*, *M. albidibalteris* et *M. cinerella* dont les larves, entièrement blanches, creusent les fructifications.

Parmi les Sciarides, le genre *Sciara* est le seul diptère que nous ayons rencontré en abondance dans nos composts. Leurs larves à tête noire, parasitaient les pieds des carpophores pendant 2 à 3 semaines.

Les espèces de Cécidomyies suivantes furent trouvées dans les caves par divers auteurs : *Mycophila speyeri* et *M. barnesi*, *Miastor* sp., *Pezomyia vanderwulipip*, *Lestremia cinerea*, *Heteropeza pygmaea*, *Henria psalliotae*.

— Les acariens affectionnent les endroits obscurs et humides. On en trouve des populations importantes dans les composts. Ils sont détriticoles et participent, avec les collemboles à la formation de l'humus. Certains Thrombidides et un grand nombre de Gamasides prédateurs s'attaquent aux petits arthropodes et aux nématodes. Les espèces suivantes sont communes dans les composts : *Linnopodes motatorius*, *L. antennaepes*, *Tyroglyphus lintneri*, *Tyrophagus* sp., *Colaphagus* sp., *Rhizoglyphus* sp., *Histiostoma* sp., *Pygmaeophorus* sp., *Tarsonemus* sp.

Wicht (1969) a étudié la biologie de *Pygmephorus mesembrinae* et *P. sellnicki* (*Pyemotidae*) associés aux cultures du champignon de couche aux États-Unis. Ces espèces se nourrissent sur *Trichoderma koningii* mais pas sur *A. bisporus*. Cet auteur signale également la présence de *P. flechtmannii P. kneeboni* et *P. athiasae*.

Nous avons rencontré des mésostigmates (Gamasides) créophages se nourrissant sur *Pelodera teres* (*Rhabditida*) dont le plus vorace était *Digamasellus* (*Dendrolaelaps*) du groupe *ulmi*. A côté de ces Digamasellidae existaient de grands Parasitidae. Parmi les *Acaridiae* mycophages et détritiphages, dont la forme hypope abondait parfois, se trouvait le genre *Tyrophagus*.

Weis-Fogh (1948) note que les grands gamasides du sol se nourrissent principalement de nématodes et Rodriguez (1962) rapporte qu'il en va de même des larves de *Macrocheles muscae-domesticae*. La nourriture habituelle des Oribates consiste en matières organiques mortes diverses et végétaux inférieurs vivants. Rockett et Woodring (1966) montrent cependant que l'Oribatide *Pergalumna* se nourrit de nématodes saprophages et phytophages. Il semble donc que les Oribatides, d'ordinaire détritiphages, puissent être des régulateurs importants de la nématofaune. Cayrol (1970) met en évidence l'action prédatrice du Gamaside *Lasioseus thermophilus* sur les nématodes des composts cultivés où il peut être très abondant. Roudeillac (1971) a pu suivre une forte population de *Proctolaelaps pigmens*, également prédateur.

— Invertébrés divers et peu fréquents : les enchytraeides peuvent se rencontrer en grand nombre dans ce milieu organique. Schaerfenberg (1951) montre l'action prédatrice de ces animaux sur les nématodes du sol et, selon Jegen (1920), leur salivation basique serait nématicide. Plus rarement, on trouve *Armadillidium vulgare*, crustacé isopode, qui affectionne les endroits obscurs et humides, et *Limax agrestris*, dangereuse pour la culture.

— Conclusions : il apparaît que la forte densité animale observée dans ces milieux ne s'accompagne pas d'une diversification élevée tant au niveau du groupe zoologique qu'au niveau spécifique. La dominance numérique et pondérale des nématodes est une caractéristique de ce type de milieu.

L'ensemble de ces observations dénote déjà le caractère extrême de ces biotopes, caractère que nous nous proposons de mettre en évidence par divers modes d'expression mathématiques.

b. — *Analyse mathématique et graphique de la structure de la nématofaune*

L'abondance relative des différentes espèces présentes dans un échantillon aléatoire d'une population animale naturelle est soumise à un ordre mathématique. En d'autres termes, les nombres des différentes espèces ne sont pas totalement indépendants, mais sont dans une forme définie de distribution de fréquence. Cette constatation permit à FISHER, CORBET et WILLIAMS (1943) d'approcher la notion de diversité sur un plan mathématique et de définir un indice ($\alpha$) liant le nombre d'espèces (E) au nombre total d'individus (I) présents dans la population étudiée :

$$E = \alpha \operatorname{Log}\left(1 + \frac{I}{\alpha}\right)$$

La recherche, par étapes progressives, des relations qui lient le nombre d'espèces au nombre d'individus a été publiée par ailleurs (KERMARREC, 1971).

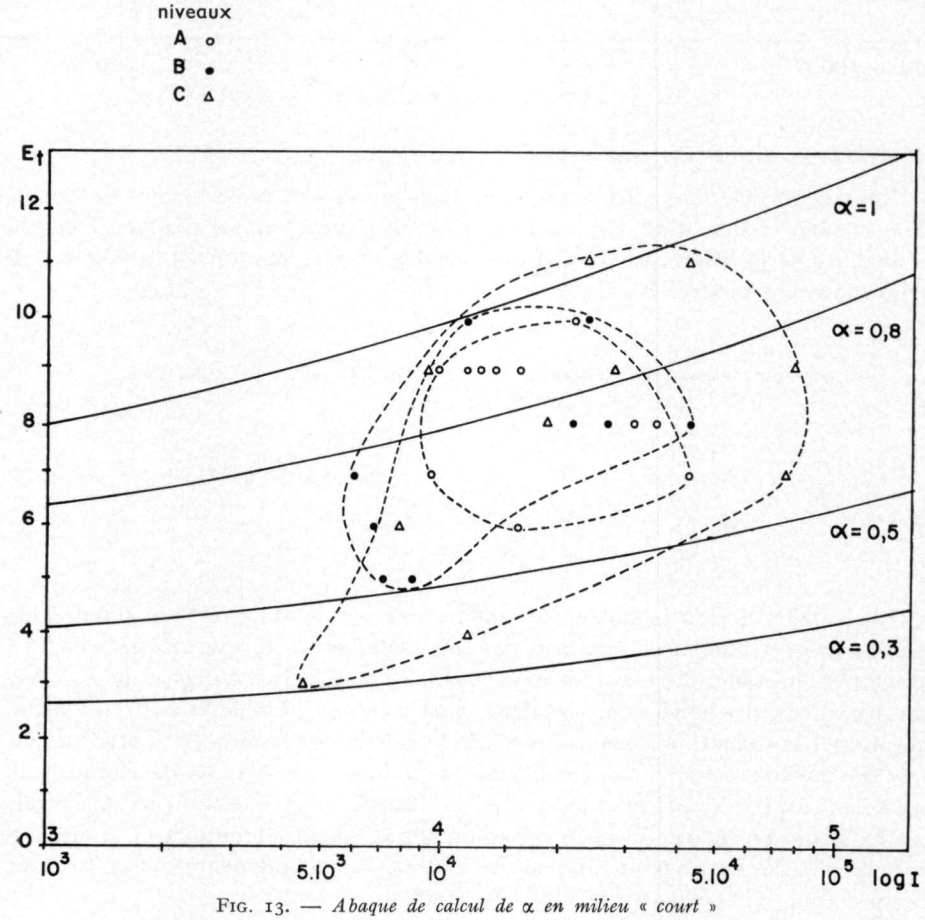



FIG. 13. — *Abaque de calcul de $\alpha$ en milieu « court »*

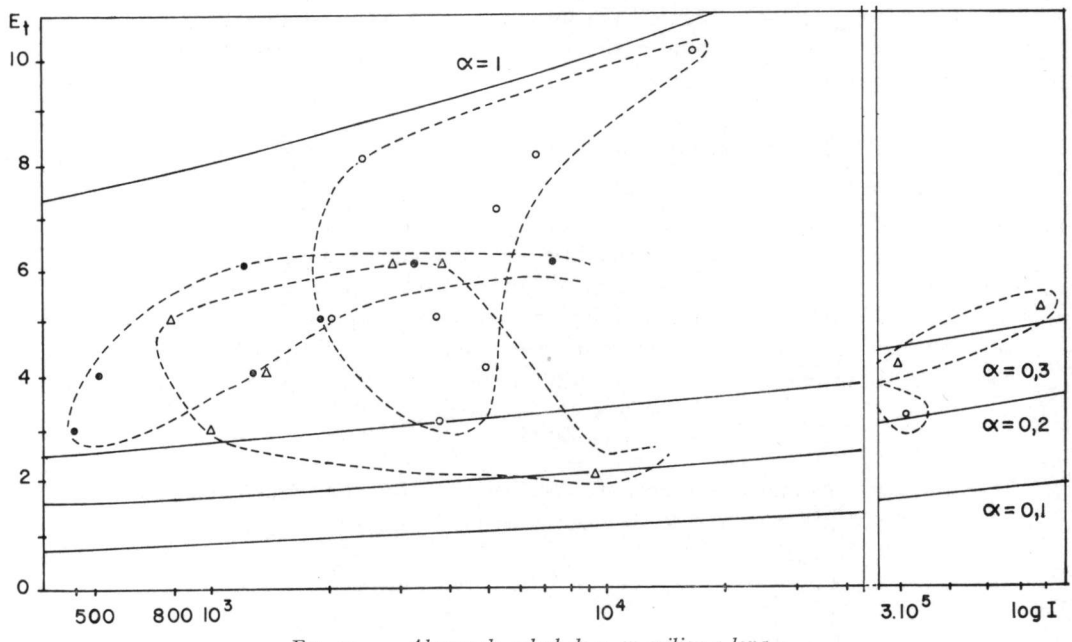



FIG. 14. — *Abaque de calcul de α en milieu « long »*

1. *Calcul de l'indice de diversité et son évolution.*

Les valeurs de α sont calculées pour les trois niveaux de prélèvements des échantillons et pour chaque date dans les deux cas culturaux à l'aide d'abaques. L'échelle des abaques de la littérature (WILLIAMS, 1943) a dû être réduite vu la faiblesse de l'indice dans nos milieux (fig. 13 et 14).

TABLEAU II

*Erreur standard sur α pour diverses valeurs de I lorsque α est proche de 1*
(WILLIAMS, 1943)

| I | 100 | 10 000 | 100 000 et plus |
|---|---|---|---|
| Δα | 0,288 | 0,141 | 0,091 |

Les valeurs de α très faiblement influencées par le nombre total d'individus, n'offrent pas de différences significatives entre elles selon les niveaux en « court ». Par contre, en « long », le niveau le moins peuplé a la diversité la plus grande. Cependant, les valeurs des indices dans les deux milieux sont semblables. Ce critère synthétique illustre la seconde loi de la biocénotique fondamentale énoncée par THIENEMANN : dans les milieux offrant des conditions favorables à la vie se développent de nombreuses espèces avec peu d'individus ; au contraire, dans les milieux aux conditions extrêmes vivent peu d'espèces avec un grand nombre d'individus. La faiblesse des indices, reflet du pouvoir tampon des biotopes à une augmentation de la diversité spécifique, en démontre le caractère extrême.

TABLEAU 12

*Échelle des temps* (en jours après le lardage) *utilisée pour les graphiques*

| Milieux | Code | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
| Court | 6 | 17 | 30 | 41 | 63 | 71 | 86 | 100 | 109 | 119 |
| Long | 6 | 17 | 39 | 47 | 62 | 76 | 85 | 95 | — | — |

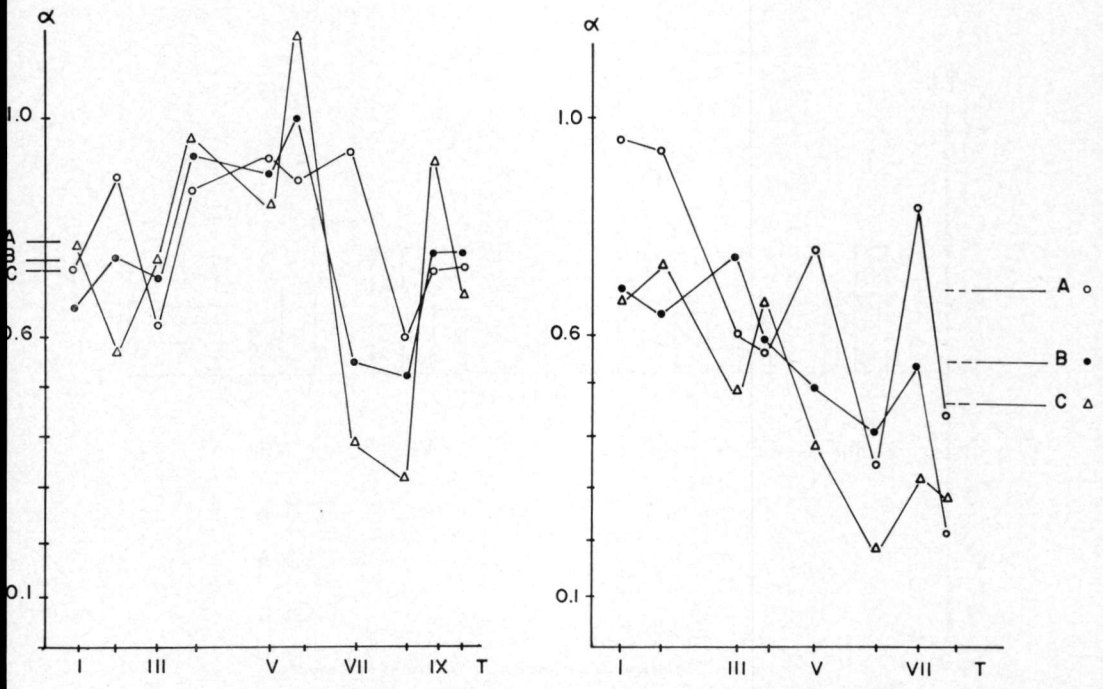



FIG. 15. — *Évolution de l'indice de diversité dans le temps et dans l'espace*

2. *Affinité entre les deux milieux étudiés.*

L'emploi du coefficient de contingence quadratique moyenne ($\varphi_c$) de PEARSON et HERON (1913) corrigé par YATES et discuté par COLE (1949), permet, à l'aide de tables de contingences, de comparer les peuplements de deux biotopes. La méthode suivie est publiée par ailleurs (KERMARREC, 1971). Lorsque le coefficient prend la valeur + 1, l'affinité est dite positive parfaite ; pour — 1 elle est négative parfaite et pour 0 la liaison entre les deux biotopes est aléatoire. Nous comparons, à l'aide de cet outil, des résultats d'analyses nématologiques obtenus à des dates homologues à partir du lardage de chaque milieu.

TABLEAU 13

*Valeurs de $\varphi_c$ par dates et niveaux*

| Dates (jours) | 40 | 60 | 75 | 85 | 100 | $\overline{\varphi_c}$/niveau |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Niveaux | | | | | | |
| A | 0,384 | 0,178 | 0,312 | 0,275 | 0,344 | 0,299 |
| B | 0,531 | 0,101 | 0,023 | 0,344 | 0,232 | 0,246 |
| C | 0,310 | 0,266 | — 0,119 | 0,525 | — 0,093 | 0,178 |
| $\overline{\varphi_c}$/date | 0,408 | 0,182 | 0,072 | 0,381 | 0,161 | 0,241 |

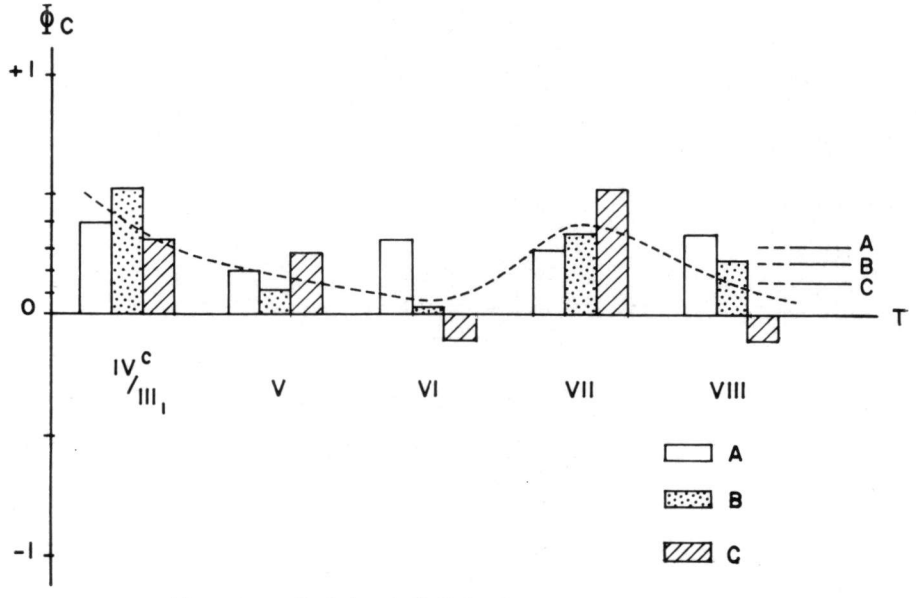



FIG. 16. — *Évolution de l'affinité dans le temps et l'espace*

Cette méthode illustre le fait que la présence d'une espèce donnée à un moment précis de la séquence dépend du conditionnement de l'habitat par les espèces qui ont précédé. La présence spatiotemporelle d'une espèce n'est pas un fait aléatoire mais est intimement corrélée au reste de la biocénose. Les moyennes des coefficients de contingence diminuent légèrement en profondeur et la moyenne générale se situe vers 0,240. Les milieux sont donc relativement peu affins.

Ainsi, les valeurs des indices utilisés pour caractériser les nématofaunes montrent le caractère extrême de ces biotopes et leur faible affinité en ce qui concerne ces animaux. La cause doit en être recherchée dans la grande vitesse d'évolution microbiologique de ces substrats organiques en cours de culture. Ces outils mathématiques, de maniements simples, peuvent rendre de grands services en permettant la quanti-

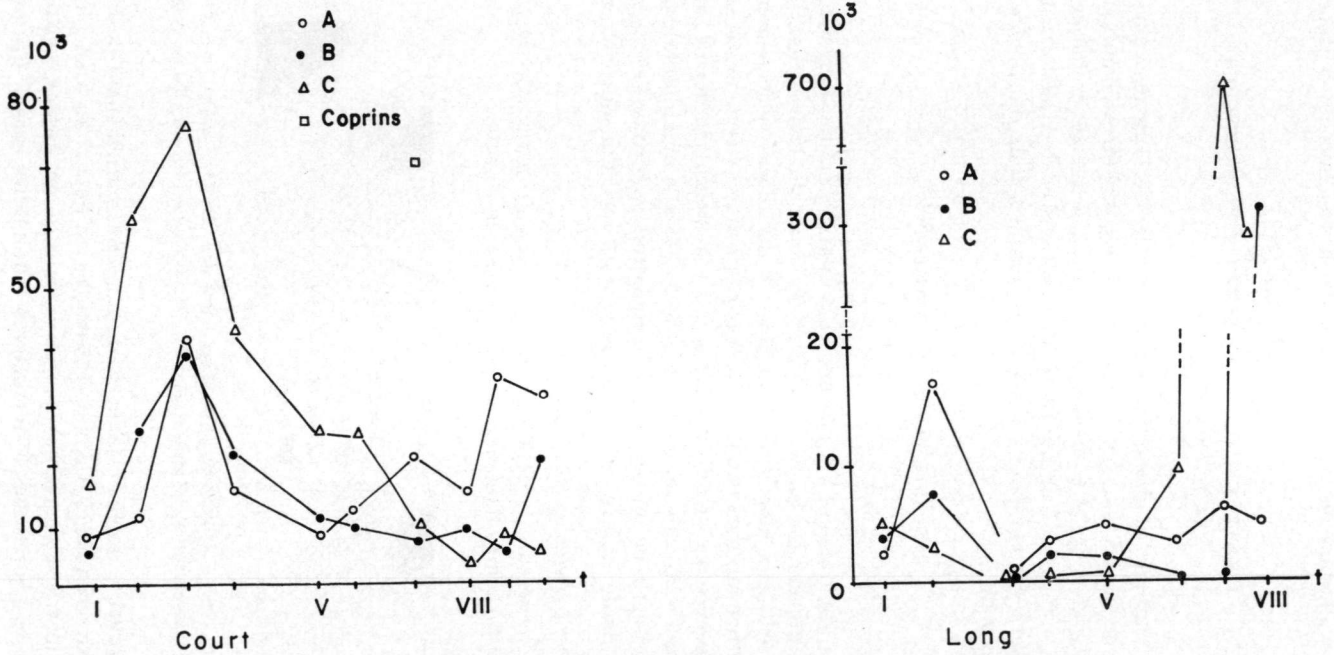



FIG. 17. — *Fluctuations globales de la nématofaune par niveaux dans les deux biotopes* (populations pour 50 g de compost sec)

fication de données qualitatives de faunes que l'on désire opposer. Des recherches urgentes, comme celles sur la pollution trouveront dans ces critères une aide appréciable lors de l'évaluation de la dégradation de la vie dans les biotopes pollués.

## C. — Dynamique et organisation fonctionnelle de la communauté animale

Les aspects statiques et dynamiques sont le reflet de l'organisation de la zoocénose, conditionnée, selon Galoux (1963), « par le stock d'êtres vivants disponibles dans le milieu et par ce qu'elle développe, remplace et agence à chaque phase de croissance de ses organes ». Une multitude de réactions et de transformations s'enchaînent et s'interpénètrent pour induire les processus vitaux dans leurs séquences spatiales et temporelles.

### a. — *Fluctuation des peuplements*

#### 1. *Évolution de la nématofaune.*

Trois phases apparaissent : après une colonisation brutale d'un biotope stérilisé par la fermentation du fumier (70-75°C) au cours du compostage, la densité tend à se stabiliser, deux mois après le lardage, à un niveau relativement bas. En fin de culture, la nématofaune subit un nouvel essor mais plus modeste en « court » qu'en « long ». Le niveau C (fond des caisses) est plus peuplé au départ, alors qu'en fin de culture c'est le niveau supérieur (A) qui contient le maximum de nématodes en « court ». En « long », où une formidable population de *Ditylenchus myceliophagus* s'est installée en fin de culture, ce sont les niveaux B et C qui sont concernés.

##### 1. 1. *Migrations et éthologies de fuite.*

Nous avons représenté le déplacement de la densité maximale de la nématofaune en fonction du temps dans une coupe de caisse de culture.

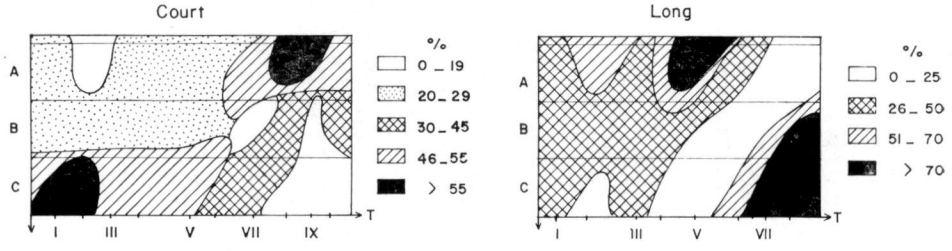



Fig. 18. — *Migrations de la nématofaune dans les deux milieux*
Les valeurs représentent la proportion de la nématofaune totale à chaque date

En milieu « court », la nématofaune est composée essentiellement de Rhabditida saprophages et bactériophages. Ceux-ci, rassemblés au départ au fond plus humide de la caisse, tendent à se concentrer, en fin de culture, en surface où l'on observe des amas de formes phorétiques (« Winklarven » de Osche, 1952). Ces nématodes, dressés sur la queue, fouettent l'air dans l'attente de l'insecte vecteur qui les transportera dans un milieu plus frais.

Il suffit d'approcher de ces animaux une fine aiguille montée pour que le moindre contact déclenche leur passage soudain sur l'aiguille. En milieu « long », le maximum de densité observé au niveau A est également dû aux Rhabditides en éthologie de

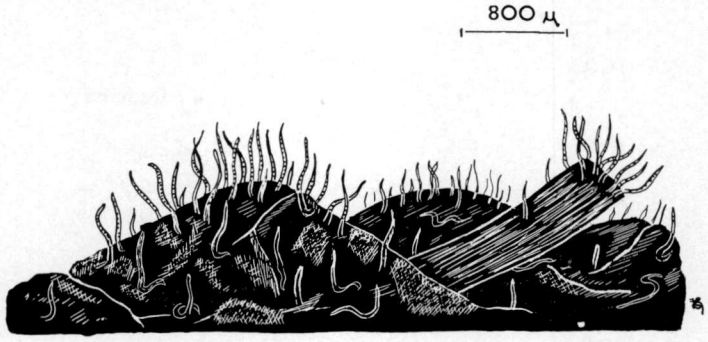



FIG. 19. — *Nématodes phorétiques dressés à la surface du compost dans l'attente de l'insecte vecteur*

fuite. Un comportement semblable s'observe pour *Ditylenchus myceliophagus* qui forme à lui seul le dernier maximum avec quelques 600 000 individus pour 50 g de compost sec et pour lequel CAYROL (1970 *a*) a mis en évidence la fuite vers le sol de a cave. Ils y entrent alors en quiescence et peuvent s'y maintenir jusqu'à 4 ans.

1. 2. *La succession des espèces.*

Un autre phénomène caractéristique est la succession des espèces et la rapidité de cette séquence.

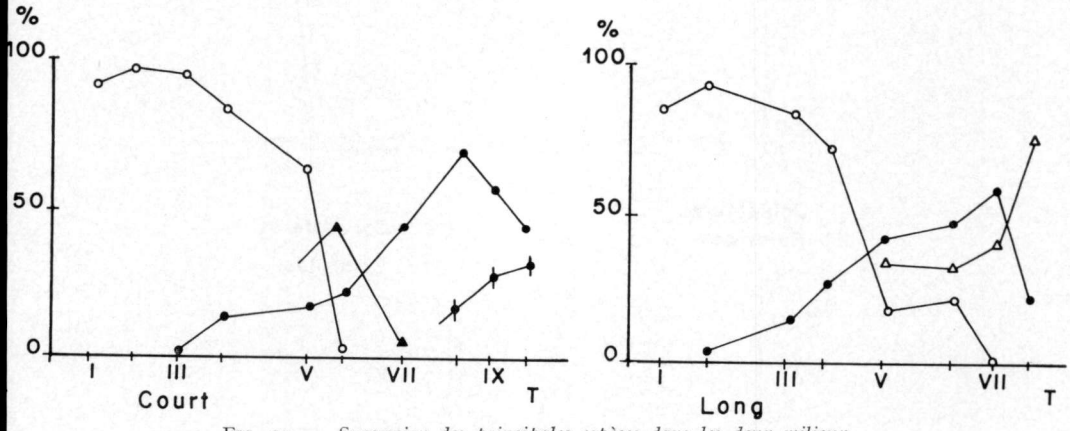



FIG. 20. — *Succession des principales espèces dans les deux milieux*
(Échelle des temps au tableau 12)

○ *R. axei*
● *C. dolichura*
△ *D. myceliophagus*
▲ *D. coronata*
⧫ *C. lambdiensis*

Deux espèces dominent successivement la nématofaune : *Rhabditis axei* et *Caenorhabditis dolichura*. Le même phénomène s'observe au niveau des espèces moins bien représentées. En milieu « long », la nématofaune, moins dense qu'en « court » subit la dominance forte mais tardive de *D. myceliophagus* aux niveaux B et C.

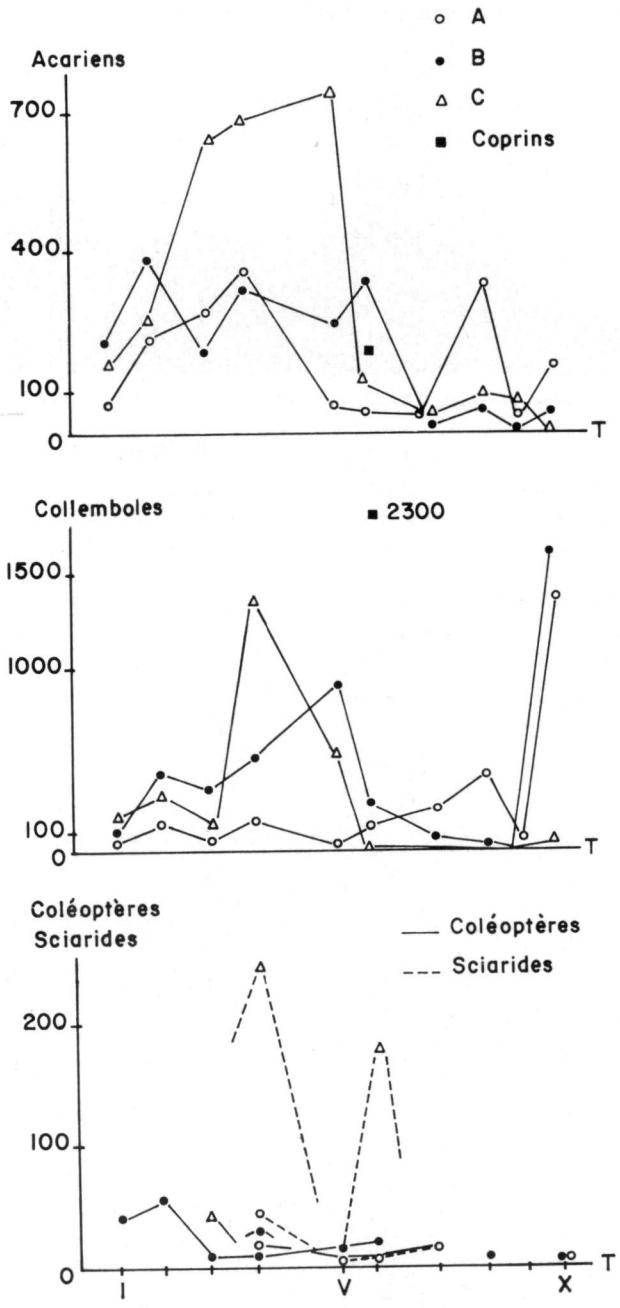



FIG. 21. — *Évolution des populations d'arthropodes en « court »*

2. *Évolution des populations d'arthropodes.*

2. 1. *Fluctuation globale.*

La microfaune des arthropodes est constituée principalement d'acariens, de collemboles et de larves de diptères (Sciarides). L'évolution des deux premiers groupes suit assez bien celle des nématodes. En « court », le niveau C est également le plus peuplé au départ, puis les niveaux A et B contiennent les maxima. Les coléoptères (larves et adultes) n'y sont que faiblement représentés alors que les Sciarides (diptères) ont deux pics de densité assez importants (200 larves pour 50 g de compost sec) et légèrement décalés par rapport aux maxima des nématodes et des autres arthropodes. En « long », les niveaux de population restent faibles malgré quelques pics.

2. 2. *Succession des espèces ou des formes écologiques.*

En milieu « court » comme en « long », deux remarques s'imposent pour les acariens : les gamasides carnivores suivent de près l'évolution de la nématofaune en « court ». Les hypopes, formes phorétiques, dominent en fin de culture au fond des

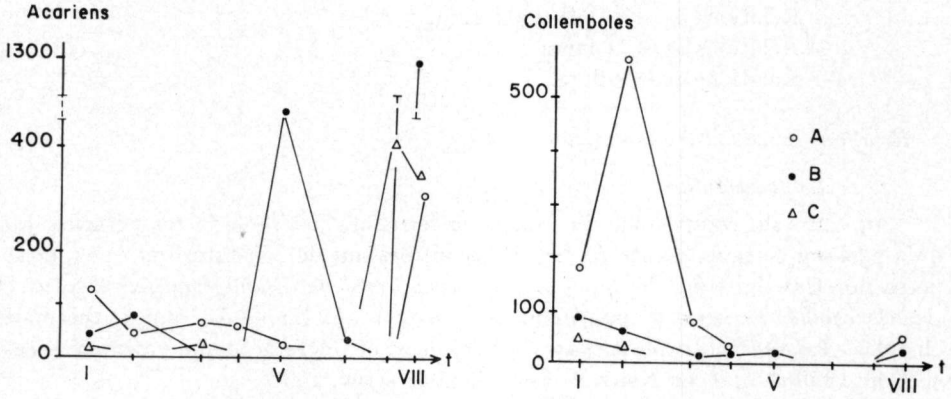



FIG. 22. — *Évolution des populations d'arthropodes en « long »*

caisses. Dans les deux milieux les collemboles subissent, comme les nématodes, une succession d'espèces : *X. welchi* est remplacée, en B, par *L. fimetarius* qui se trouve lui-même relayé par *P. minuta* en fin de culture. Cette séquence est altérée dans les strates extrêmes.

b. — *Analyse des causes possibles de fluctuation de la nématofaune*

Chaque espèce possède un potentiel de développement qui lui est propre et dont la réalisation dépend des actions conjuguées de plusieurs facteurs. Ceux dépendant de la densité règlent le développement de l'organisme dans son biotope, les formes dominantes étant capables de rechercher activement les niches qui leur conviennent. Les facteurs accidentels peuvent être largement déterminants car ils sont capables de bouleverser le cours de ce développement. La conjonction de divers facteurs décisifs intervenant à un stade réceptif où la tolérance écologique est la plus faible décidera souvent de la survie d'un organisme. Il est classiquement reconnu que toute popula-

tion passe par trois stades de formation : le premier, sensible aux facteurs indépendants de la densité, le second où ces derniers prévalent et le dernier où la population se stabilise par autorégulation, l'effet de l'épisitisme devenant négligeable. Les effets de la densité, résultant de la compétition spatiale ou trophique sont souvent indirects, liés aux modifications que les espèces animales qui cohabitent impriment au milieu.

1. *La succession des espèces.*

OERLEY (1886) reste, à notre connaissance, le premier à avoir observé un tel phénomène chez les nématodes saprophages de ses copro-cultures. SACHS (1950) redécouvre le processus en étudiant les bouses de bovidés où seules deux espèces étaient dépourvues de fluctuations : *Diplogaster stercorarium* et *D. coprophagus* (*Diplogasteroida*). Pour cet auteur, l'explication réside en ce que le premier est ubiquiste, donc peu lié aux ressources du milieu et le second, exclusivement créophage, y trouverait une nourriture abondante et régulière dans l'espace et le temps. Nous diviserons en trois parties l'étude des facteurs pouvant induire les successions d'espèces, également observées par PAESLER (1957) et SUMENKOVA (1964) :

— Relations avec le milieu abiotique ;
— Relations avec la faune ;
— Relations avec la flore.

2. *Relations avec le milieu abiotique.*

2. 1. *La température.*

Au cours du compostage du fumier, la fermentation élève la température jusqu'à 75°C en certains points du tas. Il est intéressant de constater que quelques espèces décelées dans nos biotopes (*Diploscapter coronata, Panagrolaimus rigidus* et *Aphelenchoides parietinus*) appartiennent également aux faunes des sources thermales chaudes. *Aphelenchoides parietinus* y est fréquent et tolère des températures élevées : 58°C au Chili et 61°C en Nouvelle-Zélande (WINSLOW, 1960).

2. 2. *Le facteur eau.*

L'envahissement du milieu par le mycélium d'agaric et la formation des carpophores (90 p. 100 d'eau) impriment au film d'eau du substrat des pressions de succion élevées. L'assèchement qui en résulte est une des raisons de l'incapacité pour les nématodes de lutter avec une croissance saine du champignon : c'est la deuxième étape de croissance de la population des nématodes (fig. 18). La ventilation élimine également la pression partielle de vapeur d'eau des couches supérieures et inférieures des caisses. Les humectations journalières ont pour but de rétablir une humidité relative de 60 à 70 p. 100 dans le milieu. Cependant, le gradient hygrométrique conduit à des variations d'humidité de l'ordre de 20 à 30 p. 100 entre le fond et la surface des caisses. La surpopulation s'accompagne alors d'une migration des Tylenchides vers le bas, plus humide (fig. 19).

2. 3. *Les pressions partielles de $O_2$ et $CO_2$.*

La consommation d'oxygène de *Rhabditida* de taille moyenne (*Rhabditidae, Cephalobidae, Acrobelinae...*) ainsi que celle de *Aphelenchoides parietinus* est, selon OVERGAARD-NIELSEN (1949), de l'ordre de 800 à 1 000 ml/kg/heure à 16°C. Les larves

en consommant plus que les adultes et la mobilité n'intervient que pour 10 à 20 p. 100 dans les besoins en $O_2$. Les nématodes semblent en général capables de supporter de longues périodes d'anaérobiose relative. COOPER *et al.* (1970) ont montré qu'à partir de 4 p. 100 d'oxygène, la reproduction de *Caenorhabditis* est inhibée, alors que de 21 à 10 p. 100 il n'y a aucun effet sensible. Dans les composts, le gaz carbonique est 10 à 12 fois plus abondant que dans l'air ambiant ventilé. Toutefois, selon MOULINIER, (comm. pers.) il est jusqu'à 33 fois plus concentré sous certaines pelouses où la nématofaune est très riche. La pression partielle de gaz carbonique peut cependant intervenir à forte dose en inhibant mues et éclosions. Ce produit serait stimulant à doses inférieures. Selon SASA *et al.* (1960) l'apparition des « Winklarven » des Rhabditides (fig. 19) serait liée à la concentration en $CO_2$. L'action indirecte de ce gaz peut toutefois être plus importante par l'intermédiaire de la dynamique de la microbiocénose qui semble dépendre intimement de ce facteur.

2. 4. *La salinité et la pression osmotique.*

L'osmorégulation des nématodes est un phénomène d'adaptation de la pression interne à celle du milieu ambiant. La salinité est relativement élevée dans le milieu (2 p. 100). SCHUURMANNS-STEKHOVEN (1931, 1934) affirme que les espèces marines, bien que supportant une échelle de salinité assez large, ont chacune un optimum de salinité ambiante et MEYL (1955 *a*) montre que les 46 espèces des eaux saumâtres intérieures allemandes supportent des salinités variant de 0,03 à 12,3 p. 100. Certaines espèces colonisant notre biotope ont été trouvées dans des milieux aux salinités plus élevées.

TABLEAU 14

*Présence de certaines espèces dans des milieux aux salinités croissantes*
(en p. 100 de la faune ; en partie d'après MEYL, 1955 *a*)

| Salinités (p. 1 000) | 1 | 2-4 | 4-10 | 10-20 | 20-40 |
|---|---|---|---|---|---|
| P. osmotique (atm.) | — | 2 | 4 | 7 | 12 |
| *Rhabditidae* | | | | | |
| *Mononchoides striatus* .... | | 2,7 | | | |
| *Panagrolaimus rigidus* .. | 8,3 | 6,0 | 13,7 | 2,0 | 7,9 |
| *Cephalobus* sp. ..... | 1,7 | | | | |
| *Eucephalobus* ..... | 6,0 | | | | |
| *Tylenchida* | | | | | |
| *Aphelenchoides parietinus* | 4,7 | | | 2,6 | 1,3 |

La concentration périodique des sels solubles due aux fluctuations de l'humidité du compost engendre des élévations de la pression osmotique. A celle-ci s'ajoutent alors les pressions de succion du substrat colloïdal hygrophile. Ces pressions peuvent inhiber les éclosions et les mues par la perte de turgescence qu'elles induisent et déclencher l'apparition des « Winklarven ». La pression osmotique due aux substances organiques solubles, peut sélectionner la faune en agissant à des stades sténoplastiques (éclosions, mues...).

2. 5. *Le potentiel hydrogène.*

Le pH du milieu varie au cours de la culture dans des limites (7,8 à 6,4) compatibles avec la vie des nématodes, mais influe peut-être sur leurs optima biologiques.

2. 6. *La toxicité de certains excrétats.*

Les nématodes représentent une biomasse non négligeable et leurs excrétions peuvent rendre le milieu impropre à leur descendance. Ainsi l'ammoniaque produit terminal du catabolisme des substances azotées, formé par la déamination de divers substrats, est excrété par les nématodes (anus et cuticule) dans le milieu où il se trouve habituellement dilué à des niveaux non toxiques. Selon MYERS et KRUSBERG (1965), *Ditylenchus triformis* sécrète (en azote total) de 9 à 18 mg/100 g poids frais en 24 h à 30°C dont 39 p. 100 en $NH_4$ et 28 p. 100 en acides aminés. La synthèse de ces acides serait un processus de détoxification de $NH_4$. VASSALO (1966) a étudié le pouvoir nématicide de ce produit et conclut que cet effet est dû aux fortes pressions osmotiques qu'il engendre même en faible concentration. Ainsi, des solutions à 0,25 p. 100 (3 kg/cm²) sont nématicides avec un maximum d'efficacité à 1 p. 100 (13 kg/cm²). En fait, à cet effet physique s'ajoute l'alcalinité qui est à l'origine de la remontée du pH en milieu « court » où l'analyse a décelé 500 p.p.m. de ce produit (0,05 p. 100).

3. *Relations avec la faune.*

3. 1. *Épisitisme.*

La nématofaune connaît de nombreux ennemis qui, très agiles, s'ils ne sont pas toujours en nombres importants, font souvent preuve d'une activité propre à renforcer leur efficacité.

Les coléoptères (Staphilinides en particulier) et leurs larves, ainsi que celles des diptères sont à la limite de l'épœcie, mais prennent cependant une part certaine dans la destruction des nématodes du milieu. Ainsi, SACHS (1950) signale que les larves de Sciarides se nourrissent de nématodes. Il en va peut-être de même des enchytraeides et des fourmis mais nous n'en avons rencontré que rarement dans le cœur du compost. En outre, la salivation très basique des enchytraeides serait répulsive où même nématicide (JEGEN, 1920).

Les acariens et collemboles ne dédaignent pas les nématodes : CAYROL (1970 *a*) a pu mettre en évidence l'action prédatrice du Gamaside *Lasioseus thermophilus* sur les populations de *Ditylenchus myceliophagus*. Cet acarien disparaît d'ailleurs avec les nématodes.

Parmi les nématodes carnivores, les *Diplogasteridae* et le genre *Seinura* (*Aphelenchoididae*) se trouvent en trop faible quantité dans le compost pour être efficaces. SUMENKOVA (1964) et CAYROL (1970) ont montré que *Seinura oxura*, introduit par le fumier, est un prédateur vorace. Cependant, son optimum thermique, de 28°C selon HECHLER et TAYLOR (1966), est trop éloigné de la température moyenne du milieu (17°C) pour permettre son développement.

Des relations proies-prédateurs s'établissent dans le milieu. Les populations de nématodes sont réduites par les espèces carnivores (Sciarides, Gamasides et peut-être les collemboles). L'effet de l'épisitisme sur la succession des espèces est important

lorsqu'il y a coïncidence entre la dominance d'une espèce et l'apparition des prédateurs (fig. 23).

Ainsi, le déclin de *Rhabditis axei* est certainement lié, pour partie au moins, à l'action des carnivores. Corrélativement, la dominance de *Caenorhabditis dolichura* est rendue possible par la disparition et de *R. axei* et de ses prédateurs.

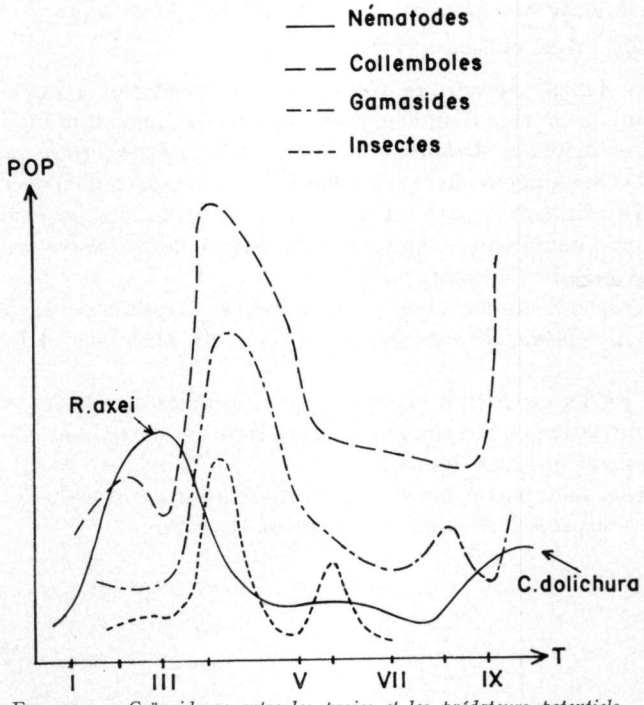



FIG. 23. — *Coïncidence entre les proies et les prédateurs potentiels*

Inversement, l'action prédatrice des nématodes sur les autres animaux de la zoocénose est nulle. COBB (1929) signale que *Dorylaimus* attaque les œufs d'acariens mais ce genre n'est qu'accidentel dans les composts.

3. 2. *Compétition.*

ANDREWARTHA (1963) met en doute l'utilité du principe de la compétition pour expliquer les fluctuations des populations dans la nature. Il le qualifie de « panacée » des écologistes et lui dénie toute espèce d'intérêt en dehors des possibilités dans le domaine du prédatisme. La compétition est en fait la résultante d'une foule de gradients physico-chimiques qui, agissant sur la biologie des espèces, règlent leur présence et leur maintien à des niveaux divers. Elle n'existe que lorsqu'il y a recouvrement de niches écologiques.

Compétitions entre mycophages : CAYROL (1970 *a*) montre que les conditions optimales de croissance de l'agaric (5°-25°C ; opt : 20°C) correspondent à celles de *D. myceliophagus* (10-26°C ; opt. : 20°C). La présence de cette espèce prend alors une allure exponentielle. Les autres espèces mycophages importantes du milieu ont des

préférences thermiques plus élevées et un handicap d'ordre mécanique plus marqué dans la prise de nourriture (CAYROL, 1970 *a*).

Compétition entre saprophages et mycophages : cet aspect sera exposé dans l'analyse des relations avec la microflore.

4. *Relations avec la microflore.*

4. 1. *Action de la microflore sur la zoocénose.*

Cette action est de plusieurs types :

4. 11. *Activité nématicide directe.* — Par prédation : ZOPF (1888) fut le premier à décrire la capture d'un nématode par un champignon muni de pièges différenciés. Il mit en évidence *Arthrobotrys oligospora* et *Harposporium anguillulae* dans le fumier de cheval. A partir de ce même milieu, DANGEARD (1903) décrivit *Protascus subuliformis*. DUDDINGTON (1951) et JUNIPER (1957) ont mis en évidence d'autres champignons prédateurs dans ce biotope : *Stylopage lepte, S. rhadospora* (Zoopagales) et *Arthrobotrys robusta* (Hyphomycète).

Par une méthode simple nous y avons décelé la présence de *H. anguillulae, A. oligospora, A. robusta, A. superba, A. cladoles*, var. *macroides* et *Dactylaria pyriformis*.

En 1965, ESTER et OLTHOF montrent que le fumier composté contient plus de champignons prédateurs que le fumier frais (25 espèces contre 3) et que *A. oligospora* y est aussi fréquent que dans les sols.

Dans une seconde partie, nous exposerons les résultats d'essais d'inoculation du compost avec 3 espèces d'*Arthrobotrys* pendant la culture.

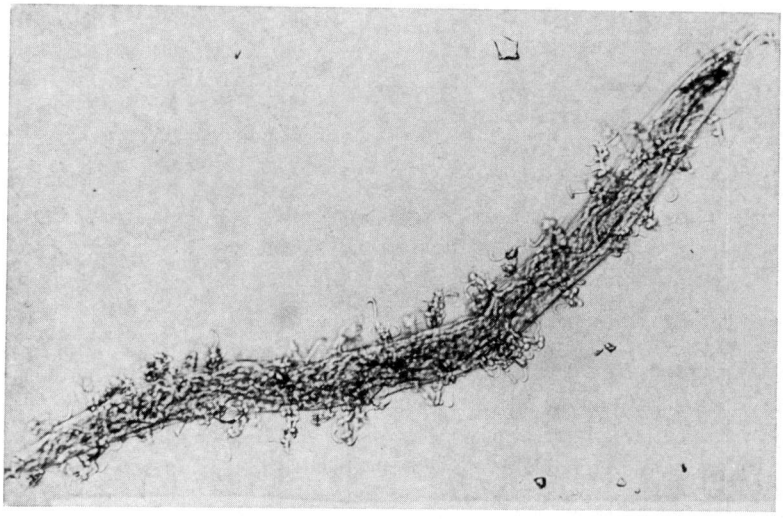


FIG. 24. — *Rhabdite parasité par* Harposporium anguillulae (*Chytridiales*)

Par production de toxines : MORI (1961), IIZUKA *et al.* (1962), KATZNELSON et HENDERSON (1962), KATZNELSON *et al.* (1964), WALKER *et al.* (1966) ont montré que les *Streptomyces* (actinomycètes) et *Bacillus* (bactéries) émettent dans le milieu des antibiotiques nématicides. Les bactéries, agissant entre 10° et 15°C sont

responsables de 60 p. 100 de la mortalité contre 40 p. 100 pour les actinomycètes. Ces derniers ont sur *Rhabditis* sp. un $DL_{50}$ atteint pour 10 p.p.m. de la substance n° 69 de MORI (1961) et pour 3 p.p.m. d'auréothine. Ce composé agit à 0,5 p.p.m. sur *Panagrellus redivivus*, autre nématode saprophage. La toxine SK produite par un streptomycète a des effets similaires. D'autres antibiotiques, tels que la blastomycine et l'antimycine possèdent également un effet nématicide. Certains acides gras, produits par des bactéries (*Clostridium butyricum*) ont un pouvoir inactivant

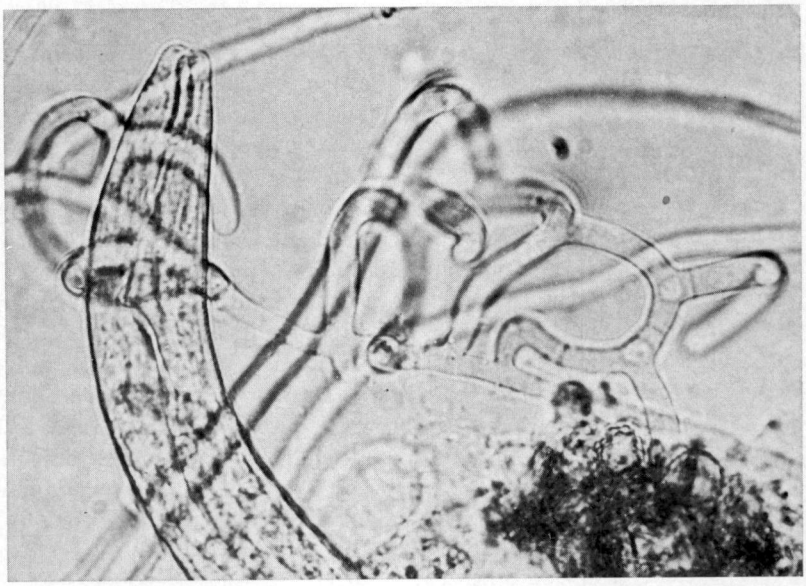


FIG. 25. — *Nématode piégé par* Arthrobotrys superba (*Hyphomycètes*)

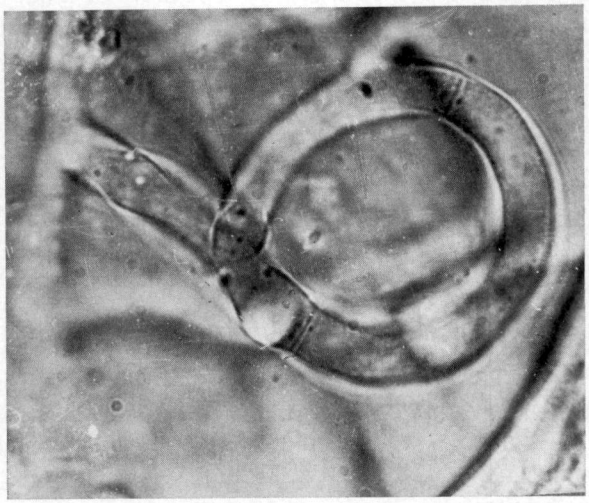


FIG. 26. — *Détail d'un piège d'*Artrhobotrys superba

élevé sur les nématodes (JOHNSTON, 1959). Les combinaisons binaires, ternaires,... sont plus efficaces que l'acide isolé. Ainsi, à $10^{-4}$ M la combinaison binaire propionique-butyrique est la plus effective. De plus, SAYRE *et al.* (1964) ont montré que la décomposition des pailles de céréales (seigle) a un pouvoir nématicide 10 fois supérieur sur les phytophages que sur les saprophages.

4. 12. *Activité nématicide indirecte.*

La psalliotine, à l'origine des « ronds de sorcière » dans les prairies dus à des inhibitions de germination, permet à l'agaric d'entrer en compétition avec les autres microorganismes pour l'exploitation du compost (EGER, 1962), CAYROL (1970 *a*) a montré que le psalliote n'a pas d'action antibiotique directe sur les nématodes. Or, l'on constate couramment qu'une culture saine possède une nématofaune pauvre et, qu'inversement, l'envahissement du milieu par *Chaetomium olivaceum* s'accompagne d'une pullulation de *Rhabditida* divers. De même, (NOVOGRUSKY, 1948) l'accumulation des produits d'excrétion des nématodes (acides aminés, $NH_4$) et les cadavres de ces derniers, procurent un substrat favorable aux bactéries. Le développement de celles-ci s'accompagne alors d'une riche nématofaune bactériophage. L'agaric agirait donc sur la dynamique des nématodes par l'intermédiaire des bactéries. En effet, DOTTERWEICH (1938), HIRSCHMANN (1952) et DOUGHERTY (1960) ont établi que les formes bactériophages ont une biologie étroitement liée aux facteurs trophiques. Certaines espèces de Rhabditides sont particulièrement exigeantes quant à la source de protéines bactériennes, qui doit permettre leur maturation. Ainsi, la compétition, base de l'équilibre microbiocénotique, entraîne une succession de types bactériens qui engendre à son tour un processus similaire dans la nématofaune bactériophage. Corrélativement, l'équilibre de la microbiocénose règle le rapport nématodes mycophages/bactériophages sans qu'il y ait compétition directe entre eux.

5. *Conclusions.*

La complexité des interactions entre les facteurs physiques, chimiques et biologiques qui sont à la base de la dynamique de la faune nous a obligé à analyser ces facteurs séparément. Parmi eux, ceux qui nous paraissent avoir une influence majeure sont :

Les facteurs physiques :

— L'humidité du milieu, indispensable à la respiration, la nutrition, la locomotion, la reproduction et au développement des nématodes, règle la concentration des sels solubles, des ions et des sucres et influe sur le pH, la pression osmotique, la pression de succion et la toxicité des solutés.

— La température permet l'expression phénotypique des optima biologiques et agit en fonction de la loi de Van'Thoff. La présence et l'efficacité de certaines espèces carnivores (*Seinura*) sont liées à ce paramètre.

Les facteurs biologiques :

— La densité de la faune règle la compétition ainsi que l'efficacité de l'épisitisme. La dégradation du milieu par les excrétions toxiques est à l'origine d'éthologies de fuite.

— L'épisitisme non sélectif, a surtout une action sur l'évolution de la nématofaune

totale et plus rarement sur la succession des espèces car ce processus exige une coïncidence peu probable.

— La microflore est le facteur principal de régulation des populations par ses actions nématicides directes et indirectes et par son prédatisme.

C'est à la microflore et à l'humidité du milieu qui régit la concentration des substances toxiques et plasmolysantes, que doivent être rattachées les successions d'espèces mises en évidence. De plus, certains facteurs chimiques, non encore étudiés, peuvent être déterminants : présence et concentration de phénols, auxines, hormones et facteurs de croissance divers.

### c. — *L'organisation fonctionnelle de la biocénose*

L'anastomose des chaînes trophiques aboutit à un réseau trophique par où s'écoule le flux d'énergie. Nous avons schématisé un tel réseau dont la complexité est en fait bien plus grande.

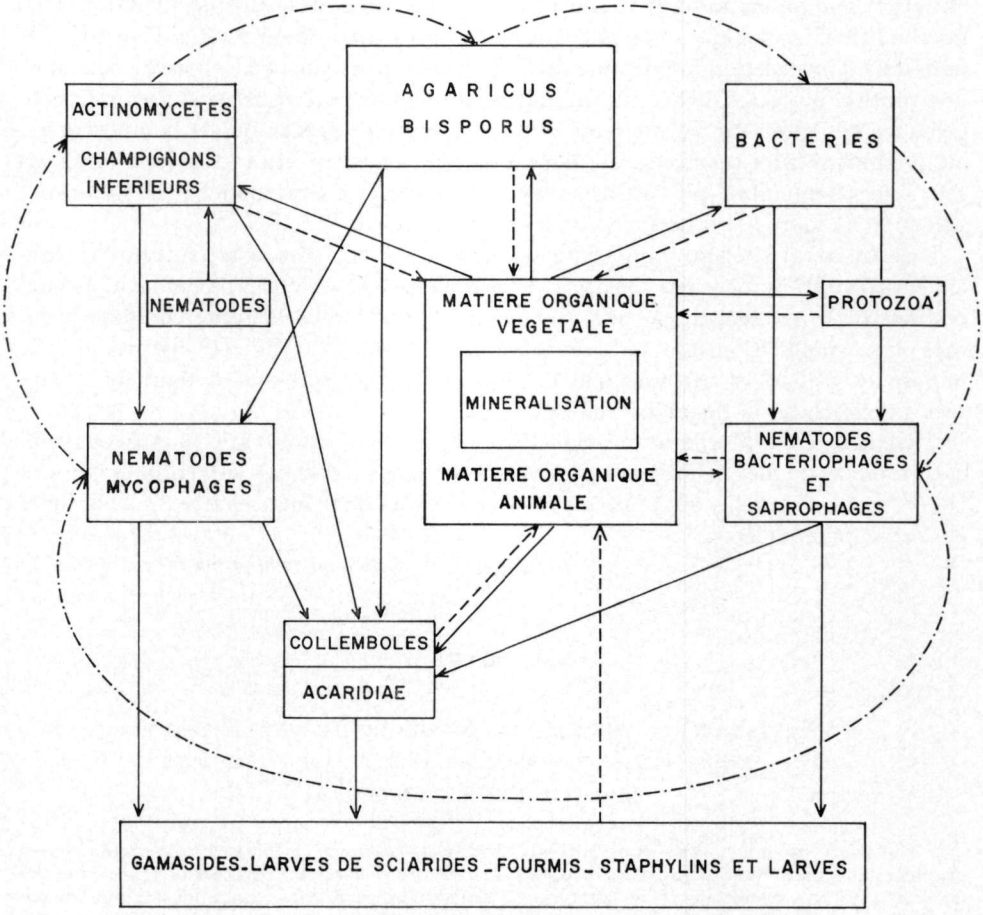



FIG. 27. — *Réseau trophique de la biocénose des composts cultivés*

consommation
interactions
restitution

## II. — CONCLUSION

Le compost, particularisé par sa nature organique, sa texture ouverte, sa grande vitesse d'évolution microbiologique et son autonomie énergétique n'avait pas encore fait l'objet d'un essai de compréhension synthétique en prenant la zoocénose pour pivot de l'étude. Des zoologistes et des microbiologistes ont abordé l'analyse de ce biotope, mais en s'ignorant trop souvent les uns les autres.

L'étude de la zoocénose du compost de champignonnière montre l'importance d'une conception synécologique des problèmes où les aspects quantitatifs et dynamiques définissent les groupements dominants et permanents. Ces milieux présentent des conditions écologiques extrêmes opérant une sélection spécifique sévère. Les rares espèces qui on pu s'adapter à ces gradients n'engendrent qu'une faible pression interspécifique et sont de ce fait représentées par de nombreux individus. Cette structure rend la stabilité de la zoocénose des plus précaires, car une variation dans les conditions écologiques dépassant les tolérances d'une espèce en affecte tous les individus. Une fraction importante de la zoocénose peut ainsi être éliminée, amenant une rupture profonde de l'équilibre. La stabilité d'une biocénose est fonction directe de sa complexité, que celle-ci soit due au nombre d'espèces qui la composent ou au nombre d'inter-relations qui lient ces espèces entre elles. DARWIN, dans sa lettre du 5 septembre 1857 à GRAY, résumait ainsi cette condition : « The same spot will support more life if occupied by very diverse forms. »

Cette instabilité qui caractérise les biocénoses des composts cultivés est également mise en lumière par l'analyse de la microbiocénose où le phénomène de successions de types écologiques est tout aussi marqué. Dans la recherche des causalités, la surpopulation, par les profondes modifications de diverses natures qu'elle impose au milieu, est certainement un des principaux processus moteurs de la rupture permanente de l'équilibre biocénotique.

La mise en évidence de relations biologiques d'intensités variées dans les synœcies et, en particulier, la présence d'espèces fongiques prédatrices autochtones ouvrent la voie à des recherches sur leur emploi dans le cadre de la lutte contre les nématodes des champignonnières.

*Reçu pour publication en mai 1973.*

## SUMMARY

INVESTIGATIONS ON THE ENEMIES OF THE CULTIVATED MUSHROOM
I. — STUDY OF THE ZOOCENOSES OF CULTIVATED COMPOSTS
(*AGARICUS BISPORUS* LANGE)

The study of the zoocenoses of cultivated composts (*Agaricus bisporus* LANGE) and these of graphical and mathematical tools show up an ecologically « extreme » caracter of these biotopes according to the nematodes. The analysis of the dynamics of the nematodes fauna reveals successions of species, spatial migrations and escaping behaviours, accompagned by phoresy. The relations between nematodes and the biotical and abiotical phases of the medium are compound and discussed. In particular, animal and especially vegetal predatism allows to envisage the adjusting of biological control methods.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ANDREWARTHA H. G., 1963. Introduction to the study of animal populations. *Univ. Chicago Press* 2e ed., 281 p.

BRZESKI M. V., JANKOWSKA J., 1966. Observage nad nicieniami wystepujacymi Pieczarkarniach. *Roczn. Nauk Roln.*, **91**, A, 2, 245-255.

CAYROL J. C., 1970 *a*. *Contribution à l'étude de la biologie du nématode mycophage* Ditylenchus myceliophagus (J. B. GOODEY, 1598) (*Nematoda Tylenchida*). Thèse Sci. nat. Fac. Sci. Univ. Nice, 177 p. (ronéo).

CHOLEVA B., 1966. On nematode fauna of the cultived mushrooms. *Pl. Sci.*, **3**, 97-102.

CHOLEVA B., 1969. Investigation on the sources of nematode infections in the mushrooms farms. *Pl. Sci.*, **6**, 179-184.

COBB N. A., 1929. Nemas of the genus *Dorylaimus* attacking the eggs of mites. *J. Parasit.*, **15**, 284.

COOPER Jr. A. F., VAN GUNDY S. D., DTOLZY L. H., 1970. Nematode reproduction in environments of fluctuating aeration. *J. Nematol.*, **2**, 2, 182-188.

DOTTERWEICH H., 1938. Die Zuchtung von *Rhadbitis teres*. *Zool. Anz.*, **122**, 266.

DOUGHERTY E. C., 1960. Physiology and biochemistry. In *Nematology* I : Ed. Sasser and Jenkins. Univ. N. Carol. Press. 460 p.

DUDDINGTON C. L., 1951. The ecology of predacious fungi. I. Preliminary survey. *Trans. Br. mycol. Soc.*, **34**, 322-331.

DUVIGNEAU P., 1963. Écosystème et biosphère. *Documents*, **23**, 130.

EGER G., 1962. Ein fluchtiges Stoffwechselprodukt des Kulturchampignons, *Agaricus* (*Psalliota*) *bisporus* (LGE.) SING., mit antibiotischer Wirkung. *Naturwissenschaften*, **49**, 261.

ESTEY R. H., OLTHOF H. A., 1965. The occurrence of nematophagous fungi in Quebec. *Phytoprotection*, **46**, 14-17.

FISHER R. A., CORBET A. S., WILLIAMS C. B., 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a randon sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, **12**, 42-58.

FORDYCE J. R., 1970. Relative numbers of certain microbial group present in compost used for mushroom (*A. bisporus*) propagation. *Appl. Microbiol.*, **20**, 196-199.

GALOUX A., 1963. Forêt, écosystème et cybernétique. *Bull. Soc. r. For. Belgique*, **12**, 23 p.

GRISON P., 1963. La lutte biologique contre les ravageurs. *Agriculture*, Paris, **257**, 171-175.

HIRSCHMANN H., 1952. Die Nematoden der Wassergrenze mittelfrankischer Gewaasser. *Zool. Jb.*, **1**, 313-407.

HUSSEY N. W., 1960. Identification of Phoridae (Dipt.) attacking cultivated mushrooms. *Ann. mag. Nat. Hist.*, **13**, 599-603.

IIZUKA H., KAWAGATA K., KAWAMURA T., KUNII Y., SHIBUYA M., 1962. Nematocidal action of microorganism. *Agric. biol. Chem.*, Tokyo, **25**, 199-200.

IMBERTON, 1971. Comm. pers. des résultats d'une thèse de 3e cycle.

JEGEN G., 1920. Die Bedeutung der Enchytraeiden für die Humus Bildung. *Landbw. Jb. Schweiz.*, **34**, 55-71.

JOHNSTON T. M., 1959. Effect of fatty acid mixtures on the rice stylet nematode *Tylenchorhynchus martini* (FIELDING, 1956). *Nature*, Lond., **183**, 4672, 1392.

JUNIPER A. J., 1957. Dung as a source of predacious fungi. *Trans. Br. mycol. Soc.*, **40**, 346-348.

KATZNELSON H., HENDERSON V. E., 1962. Studies on the relationship between nematodes and other soil microorganisms. I. The influence of actinomycetes and fungi on *Rhabditis* (*Cephaloboides*) *oxycerca* DE MAN. *Can. J. Microbiol.*, **8**, 875-882.

KATZNELSON H., GILLESPIE D. C., COOK F. D., 1964. Studies on the relationships between nematodes and other soil microorganisms. III. Lytic action of soil myxobacter on certain species of nematodes. *Can. J. Microbiol.*, **10**, 699-704.

KERMARREC A., 1969 *a*. Contribution à l'étude des méthodes d'estimation des populations de nématodes des sols. *Mém. diplôme Ing. agro. Univ. Montpellier*, 91 p. (ronéo).

KERMARREC A., 1969 *b*. Parasites et prédateurs de nématodes : contributions à l'étude de certains facteurs intervenant sur la biologie d'Hyphomycètes. *D. E. A. Univ. Montpellier*, 116 p. (ronéo).

KERMARREC A., SCOTTO LA MASSESE C., 1972. Données nouvelles sur la composition et la dynamique de la nématofaune des sols des Antilles françaises. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **4**, 513-527.

MACFADYEN A., 1963. *Animal ecology. Arms and methods. 2nd ed. Pitman London*, **24**, 234 p.

MEYL A. H., 1955 *a*. Freilebende Nematoden aus binnenlandischen Salzbiotopen zwischen Braunschweig und Magdeburg. *Arch. Hydrobiol.*, **50**.

MORI R., 1961. Studies on nematocidal antibiotics : I, II. *J. Antibiot., Sér. A.*, **14**, 280-288.

MYERS R. F., KRUSBERG L. R., 1965. Organic substances discharged by plant parasitic nematodes, *Ditylenchus triformis, D. dipsaci, D. myceliophagus*. *Phytopathology*, **55**, 429-437.

NIGON V., 1949. *Les modalités de la reproduction et le déterminisme du sexe chez quelques nématodes libres*. Thèse Sci. Nat. Fac. Sci. Univ., Paris, 132 pp.

NOVOGRUDSKII D. M., 1948. The colonization of soil bacteria on fungal hyphae. *Mikrobiologya*, **17**, 28-35.

OERLEY L., 1886. Die Nematoden der Rinderexkremente. *Zool. Anz.*, **79**, 209-320.

OSCHE G., 1952. Die Bedeutung der Osmoregulation und der Winkverhaltens für freilebende Nematoden *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **41**, 210-214.

OVERGAARD NIELSEN C., 1949. Studies on the soil microfauna. The soil inhabiting nematodes. *Nat. Jutl* **2**,1-131.

PAESLER F., 1957. Beitrag zur Kenntnis der Nematoden Fauna in Champignon-kulturen. *Nachrbl. dt. Pflschultzdienst*, Berl., **7**, 129-135.

PAESLER F., 1960. Erste Ergebnisse aus Untersuchungen der Nematoden Fauna von Champignon-kulturen und deren Auswertung. *Int. Cong. Crop. protec. Hamburg.*, L., 587-590.

RICOU G., 1967. *Étude biocénotique d'un milieu « naturel ». La prairie permanente pâturée*. Thèse Doct Ing. Fac. Sci. Univ. Paris, 154 p.

ROCKETT C. L., WODDRING J. P., 1966. Oribatid mites as predators of soil nematodes. *Ann. entomol. Soc. Am.*, **59**, 669-671.

RODROGUEZ J. G., 1962. Nematodes as a natural food for *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina : Macrochelidae) a predator of the house fly egg. *Ann. entomol. Soc. Am.*, **55**, 507-511.

ROUDEILLAC P., 1971. Lutte intégrée contre la nématofaune nuisible en champignonnières : analyse de l'agrobiocénose des composts ; études préliminaires de l'action conjuguée de nématicides et d'hyphomycètes prédateurs. *Mém. Ing. Tech. agric.* (E. N. I. T. A.) 106 p. (ronéo) St. Rech. Nématodes Antibes.

SASA R., Al., 1960. Observation on the behaviour of infective larvae of hookworms and related nematode parasite with notes on the effect of carbon dioxide in the breath as the stimulant. *Jap. J. exp. Med.*, **30**, 433-447.

SAYRE R. M., PATRICK Z., THROPE H., 1964. Substances toxic to plant-parasitic nematodes in decomposing plant residue. *Phytopathology*, **54**, 905.

SCHAERFFENBERG B., 1951. Untersuchungen über die Bedeutung der Enchytraeiden als Nematodenfeinde. *Mitt. Biol. Zent. Anst. Berl.*, **70**, 55-58.

SCHUURMANS-STEKHOVEN J. H. Jr., 1931. Ökologische und morphologische Notizen Zuidersee Nematoden. I. Die westliche hulfe der zuidersee. *Z. Morph. Ökol. Tiere.*, **20**, 613-678.

SUMENKOVA N. I., 1946. Dynamique de la faune des nématodes des champignons en fonction de leur culture. *Trudy gel'mint,'Lab.*, **14**, 221-233.

SUMENKOVA N. I., 1965. Analyse comparative de la nématofaune des champignonnières dans les sovkhozes « Teplichny » et « Zaretchié » et nuisibilité des nématodes observés. *Trudy gel'mint.*, **16**, 153-160.

TISCHLER G., 1961. Zur Synthese biozönotischer Forschung. *Acta Biorheor.*, **9**, 4, 135-157.

VANNIER G., GANCELA da FONSECA J. P., 1966. L'échantillonnage de la microfaune du sol. *Terre et Vie*. **113**, 77-103.

VANNIER G., 1967 *a*. Définitions des rapports entre les microarthropodes et l'état hydrique des sols. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **265**, 1741-1744.

VANNIER G., 1967 *b*. Étude *in situ* des réactions de la microfaune au déssèchement progressif d'un type de sol donné. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **265**, 209p-2092.

VANNIER G., 1969. Aperçu théorique sur l'extraction des microarthropodes du sol par la méthode sélective. *Proc. 2nd Congr. Int. Acarology*, Nottingham, 1967, 541-552.

VASSALLO H. A., 1966. The nematocidal power of ammonia. *Nematologica*, **13**, 155.

WALKER J. T., SPECHT C. H., BEKKER J. F., 1966. Nematocidal activity on *Pratylenchus penetrans* by culture fluids from actinomycetes and bacteria. *Can. J. Microbiol.*, **12**, 2, 347-351.

WEINGARTNER I., 1953. Die Nematoden des Kompostes. *Sitz. Physik. Medizinischen Sez-z-Erlangen*, **76**, 86-107.

WEIS-FOGH T., 1948. Ecological investigations on mites and Collemboles in soil. *Nat. Jutl.*, **1**, 135-270.

WICHT M. C., 1970. The biology and control of mushroom infesting pyemotid mites (*Acarina* : *Pyematidae*). *Diss. Abstr.*, **11**, 3013.

WINSLOW R. D., 1960. Somes aspects of the ecology of free-living and plant-parasitic nematodes. In : *Nematology* Ed. Sasser et Jenkins. Univ. N. Carol. Press., 341, 415.

ZOPF W., 1888. Ueber einen Nematoden fangenden Schimmelpilz. *Biol. Zbl.*, **8**, 23, 705-707.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3), 465-480.

# RECHERCHES SUR LES ENNEMIS DU CHAMPIGNON DE COUCHE

## II. — Résultats préliminaires dans l'emploi des hyphomycètes prédateurs en matière de lutte biologique contre les nématodes des composts cultivés

A. KERMARREC [1]

*Station de Recherches sur les Nématodes,*
*Centre de Recherches, I. N. R. A.,*
*06602 Antibes*

RÉSUMÉ

Une fongistase, à laquelle les hyphomycètes prédateurs sont sensibles, existe dans les composts. L'endémicité de ces organismes dans ces biotopes a cependant permis la mise au point d'un essai de lutte biologique contre les nématodes à l'aide de trois espèces prédatrices massivement introduites dans le milieu à deux dates. L'origine de l'augmentation des rendements qui en résulte est recherchée dans les variations correspondantes de la nématofaune.

Les moyens de lutte dont disposent à l'heure actuelle les champignons s'avèrent insuffisants face à l'endémisme parasitaire qui sévit dans les cultures. Il est indispensable de s'orienter vers des méthodes de lutte plus souples, plus raisonnées et plus économiques. Afin d'aborder valablement la lutte intégrée, il faut avant tout tenir compte de l'ensemble des contextes biotiques et abiotiques. Cette analyse a fait l'objet de la première partie de cette publication, où nous avons pu dégager l'action d'organismes utiles pouvant exercer un contrôle certain de la nématofaune. Parmi les ennemis des nématodes, ce sont les hyphomycètes prédateurs qui ont retenu toute notre attention en rapport avec leur adaptation à ce milieu particulier et l'efficacité de leurs piégeages.

[1] Adresse actuelle : Station de Zoologie et de Lutte biologique, Centre de Recherches agronomiques des Antilles et de la Guyane, I. N. R. A., Petit-Bourg (Guadeloupe).

Dans une première étape nous essayerons de déterminer l'ampleur des facteurs antagonistes rencontrés dans le compost par ces organismes utiles. Ensuite, un essai de lutte biologique par des inoculations massives d'agents prédateurs dans le compost en cours de culture permet d'une part d'apprécier l'impact des traitements sur les rendements et d'autre part d'approcher les modalités pratiques de leur utilisation.

## I. — RECHERCHES ÉCOLOGIQUES

L'analyse de l'action du milieu sur la croissance de certains *Arthrobotrys* permet de mettre en évidence la présence de facteurs fongistatiques dans les composts.

### A. — *Phase saprophytique et nécessité d'un substrat organique azoté*

La plupart des espèces prédatrices se développent sur des matières organiques en décomposition. LINFORD *et al.* (1938) et DESCAZEAUX (1939 *a*) montrent la nécessité d'un substrat organique en évolution microbiologique pour accroître l'efficacité prédatrice de ces organismes. Ainsi, le sucrose ajouté au milieu en augmente la période d'activité. La conidie a deux possibilités après sa germination : le milieu induira une phase prédatrice ou une phase saprophytique. Selon MANKAU (1962), la phase prédatrice domine lorsque le pouvoir antagoniste du milieu est élevé. L'inhibition de la germination dans les sols peut être suspendue temporairement par l'addition de matière organique végétale en décomposition. Les *fungi imperfecti* sont alors en compétition saprophytique avec les autres organismes (COOKE, 1963 *b*) et lorsque celle-ci atteint un seuil critique, les nématodes sont sollicités en tant que source d'azote.

L'hypothèse émise par SATCHUTANANTHAVALE et COOKE (1967) est celle d'une compétition pour les vitamines (biotine...) dans la microbiocénose qui déclencherait l'entrée en phase prédatrice. En présence de $NH_4$, *A. oligospora* plus capable d'utiliser l'azote sous cette forme, diminue alors son activité prédatrice devenue superflue (HAYES et BLACKBURN, 1966). Le génotype intervient en conférant un bon pouvoir de compétition saprophytique aux uns (pièges à mailles adhésives) et non aux autres (pièges à anneaux constricteurs) ceci en liaison avec l'aptitude plus ou moins grande à utiliser l'azote minéral.

Le pH influe également sur la biologie de certaines espèces qui deviennent saprophytes en milieu acide. De plus, l'entrée dans la phase prédatrice suppose l'induction des pièges. NORDBRING-HERTZ (1968) montre l'influence de substances organiques d'origine animale dans la formation des organes de capture d'*A. oligospora*. COOKE (1936 *b*) met en évidence une succession des champignons prédateurs pendant la décomposition de la matière organique dans les sols. Les séquences sont caractéristiques et indépendantes du nombre de nématodes. De plus, le filtrat d'un milieu d'élevage intense de ces animaux induit l'apparition des pièges (PRAMER et STOLL, 1959). Le filtrat n'est cependant actif que lorsque la population de nématodes a atteint un maximum où la mort et la lyse des cadavres ont fait leur apparition.

L'efficacité de ce type de prédation est donc dépendant d'une stimulation par

le milieu, de l'accroissement de la période d'activité et de son intensification en liaison avec les changements qui interviennent dans les chaînes trophiques des microhabitats et avec le patrimoine génétique des organismes en cause.

## B. — *Mise en évidence de facteurs antagonistes dans les composts*

### 1. *Matériels et méthodes.*

Des jus de macération sont obtenus à partir de 3 fumiers aux caractéristiques suivantes :

TABLEAU I

*Caractéristiques des fumiers mis en macération*

| Désignation | Age | État | g MS % eau |
|---|---|---|---|
| Cagnes I ..... | 1 jour | frais | 26 |
| Cagnes II ..... | 3 semaines | composté | 20 |
| Biot ..... | 3 mois | décomposé | 36 |

Après 24 h de repos, la macération est filtrée au travers d'un tissu cellulosique et stockée à 4°C. Les tests biologiques sont menés sur *A. cladodes* var. *macroides*, *A. robusta* et *A. superba*, tous trois endémiques aux composts. Les répétitions sont au nombre de 4. Le milieu témoin et de base, qui sera autoclavé (1 h-130°C), est AME (agar, 2 p. 100 ; malt, 1,5 p. 100 ; eau, 100 ml). Les résultats sont analysés statistiquement par comparaisons de moyennes à l'aide du test de Behrens-Fisher tabulé par Darmois ($\nu_1 = \nu_2 = 3$ ; $t = 4{,}36$), au seuil de $P = 0{,}05$ à droite et à gauche.

### 2. *Résultats.*

TABLEAU 2

*Effets des jus de macération de composts sur la croissance d'hyphomycètes prédateurs*

| Milieux et traitement thermique | Proportions | | Résultats |
|---|---|---|---|
| | AME | Jus | |
| Témoin AME autoclavé | 1 | 0 | Croissance normale |
| AME autoclavé + jus frais | 1/2 | 1/2 | Croissance nulle ou minime |
| AME autoclavé + jus cuit (1 h — 100°C) | 1/2 | 1/2 | |
| (AME + jus frais) autoclavé | 1/2 | 1/2 | Croissance légèrement supérieure au témoin (1) |

(1) A la limite de la significativité à $P = 0{,}05$.

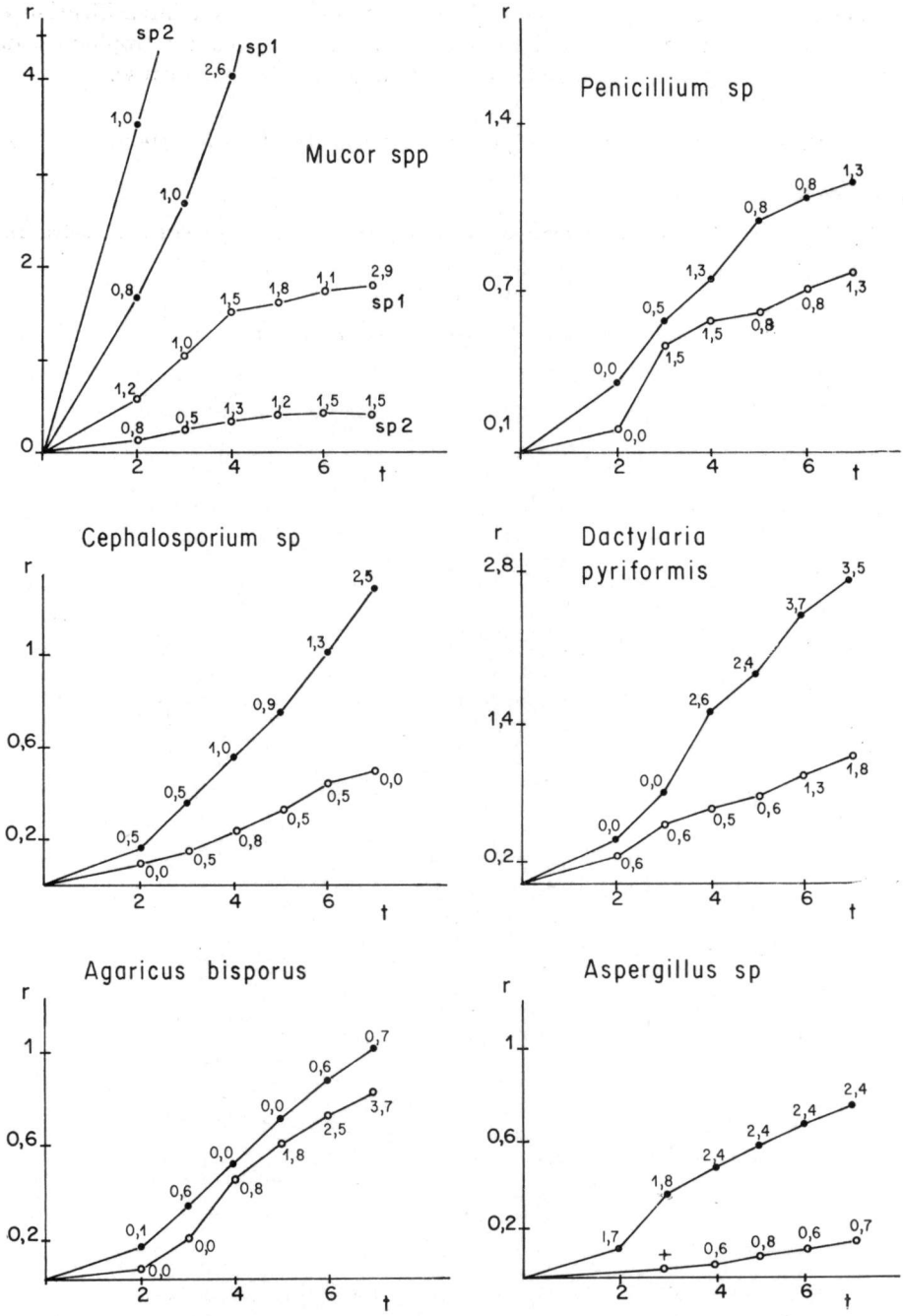



FIG. 1. — *Croissance de divers mycéliums avec et sans jus de macération de compost*
● : Témoin ; ○ : Traité ; *r* : rayon maximal des cultures en cm ; *t* : jours ; 1,8 : écarts-types

Un facteur fongistatique, présent dans tous les composts étudiés, et relativement thermorésistant (1 h-100°C-1 atm), inhibe les croissances des espèces d'hyphomycètes retenues. L'autoclavage (1 h-120°C-1,5 atm) élimine cette inhibition et semble même favoriser légèrement les croissances en offrant aux hyphomycètes une source supplémentaire d'aliments ou de facteurs de croissance.

### C. — *Action sur d'autres champignons endémiques aux composts*

Les mêmes jus sont utilisés selon une méthode semblable sur les espèces fongiques suivantes préalablement isolés du compost : *Agaricus bisporus* souche « Somycel » n° 30, *Aspergillus* du groupe *versicolor*, *Cephalosporium* sp., *Mucor* sp. 1, *Mucor* s.p. 2 *Penicillium* sp., et un autre hyphomycète prédateur *Dactylaria pyriformis*.

L'inhibition, moins violente, se manifeste à des degrés divers selon les espèces (fig. 1). Même la croissance de *l'Agaricus bisporus* semble quelque peu affectée par le jus de macération des composts (effets non significatifs à $P = 0,05$).

### D. — *Approche physico-chimique du facteur inhibiteur*

1. *Rôle du pH des milieux.*

Le fumier jeune, le moins basique (pH = 7,06) voit son pH augmenter d'une unité au maximum par la décoction. Le jus frais basifie le milieu de base de une unité pH et l'autoclavage de une à deux unités. Le pH final se situe entre 8,3 et 9,4. L'influence de la basicité a été recherchée en basifiant le milieu AME au pH-mètre par NaOH (3 N) jusqu'à 8,5. La croissance de *A. robusta* (fig. 2) ne diffère pas significativement (à $P = 0,05$) de celle mesurée sur un milieu AME au pH non ajusté (7,4).

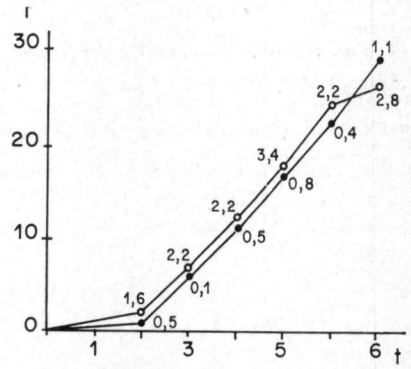



FIG. 2. — *Influence de la basification du milieu de base*
(*r* : rayon de culture en cm ; *t* : temps en jours)

• pH 7,4
○ pH 8,5
2,2 écart type

2. *Effet de la concentration des jus et rôle des milieux de base.*

L'influence de ces deux paramètres sur la mise en évidence et la force de la fongistase est recherchée en répétant les tests sur une gamme de dilutions des jus de composts et sur des milieux de base moins riches.

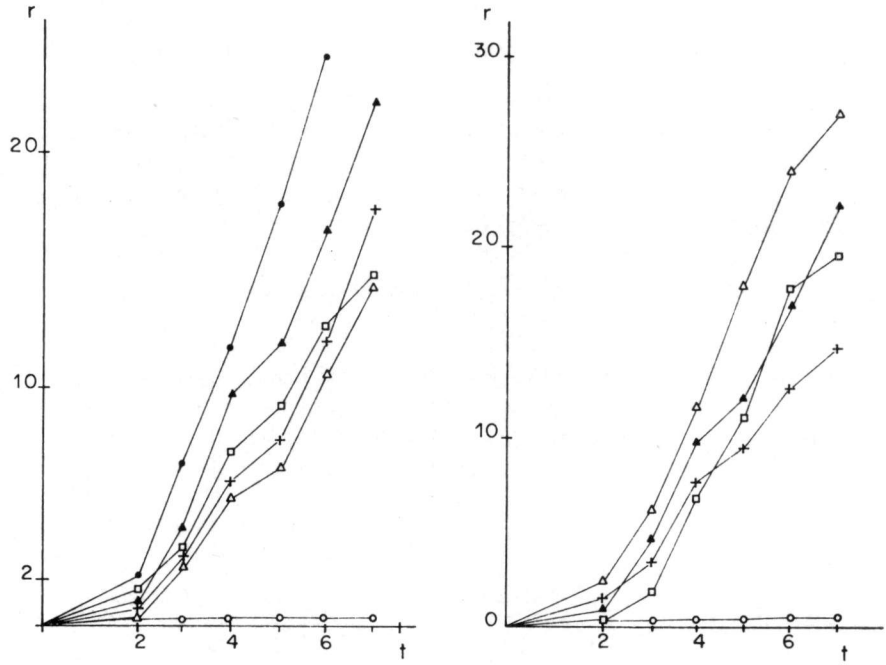



FIG. 3. — *Influence de la concentration des milieux en jus de compost et de la richesse du milieu de base* (temps en jours)

● témoin
○ [1]
△ [1/2]
+ [1/4]
□ [1/10]
▲ [1/100]
} dans AME

△ témoin AME
□ AE
+ [1/10] AME
▲ [1/100] AME
○ [1/20] AE

TABLEAU 3

*Significativité à P = 0,05* (Behrens-Fisher) *des différences entre les croissances*

(+) différence significative ; (—) non significatives ;
(±) à la limite de la signification ; (·) non analysé.
Milieux AME (agar-malt-eau) ; AE (agar-eau)

| Milieux | | AME | | | | | | AE | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Concentration en jus | | 0 | 1/100 | 1/10 | 1/4 | 1/2 | 1 | 0 | 1/10 | 1/100 |
| AME | 0 | | ± | ± | ± | + | + | ± | ± | — |
| | 1/100 | ± | | — | — | ± | + | · | · | · |
| | 1/10 | ± | — | | — | — | + | · | · | · |
| | 1/4 | ± | — | — | | — | + | · | · | · |
| | 1/2 | + | ± | — | — | | + | · | · | · |
| | 1 | + | + | + | + | + | | · | · | · |
| AE | 0 | ± | · | · | · | · | · | | — | — |
| | 1/10 | ± | · | · | · | · | · | — | | — |
| | 1/100 | — | · | · | · | · | · | — | — | |

La concentration 1 inhibe totalement la croissance, que l'agar soit dépourvu de malt ou non. En absence de malt (AE), une concentration en jus de $5.10^{-2}$ maintient l'inhibition alors que sur AME une concentration dix fois supérieure autorise une croissance non négligeable. La figure 3 montre les croissances correspondantes aux variations de ces paramètres et le tableau 3 en présente l'analyse statistique.

L'apport de malt atténue donc la fongistase. En l'absence de tout aliment, l'hyphomycète ne trouve que l'apport du jus de macération et ceci dans un contexte inhibiteur.

3. *Élimination du facteur inhibiteur.*

La concentration 1 en jus de macération qui inhibe la croissance perd ce pouvoir après filtration sous vide (filtre bactérien) consécutive à une centrifugation destinée à éliminer les grosses particules (3 000 *g*-10 mn). La dialyse du jus ainsi obtenu contre de l'eau permutée (1 contre 10 en volume), à l'aide d'un sac perméable aux molécules de 10 à 15 000, rend le milieu légèrement plus favorable à *A. robusta* (fig. 4).

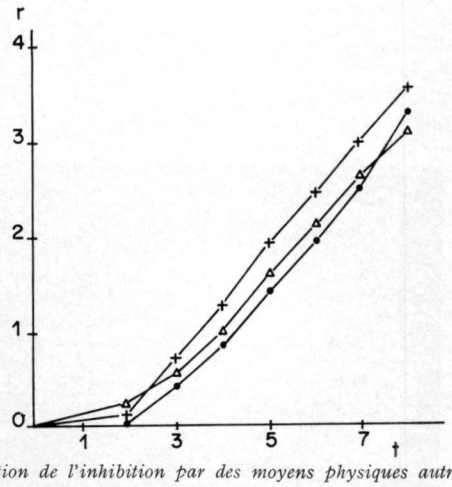



FIG. 4. — *Élimination de l'inhibition par des moyens physiques autres que l'autoclavage*
△ filtré
\+ dialysé
● témoin AME

TABLEAU 4

*Analyse de la significativité des différences entre les croissances*
(Test de Behrens-Fisher à P = 0,05)

| | Témoin | Filtré | Dialysé |
|---|---|---|---|
| Témoin | | — | + |
| Filtré | — | | + |
| Dialysé | + | + | |

### E. — *Origine possible de la fongistase*

Les antagonismes rencontrés par les hyphomycètes prédateurs autochtones ou exochtones inoculés au milieu pendant la culture sont de nature complexe. Nous avons analysé la croissance monoxénique sur AME de *A. robusta* avec divers autres champignons endémiques du biotope. Il s'avère que *A. robusta* est sans action sur les espèces testées. En sens inverse les actions sont de natures diverses :

TABLEAU 5

*Relations biologiques entre* A. robusta
*et divers autres cryptogames isolés à partir du compost*

| Antagoniste | *A. bisporus* | *Stysanus* sp | *Mucor* sp | *Penicillium* sp | *Aspergillus* sp |
|---|---|---|---|---|---|
| Action sur *A. robusta* | nulle | | étouffement | antibioses | |

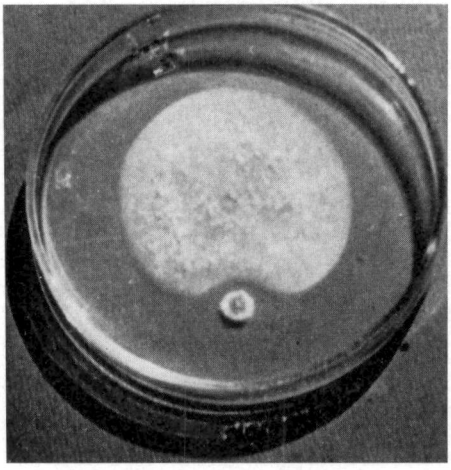


FIG. 5. — *Antibiose d'un* Penicillium *sp. envers* A. robusta

Selon MANKAU (1961-1962) les activités microbiologiques d'amendements organiques à base de fumiers de poules ou de taureaux induisent une forte réaction antagoniste. Les *Trichoderma* sp., *Penicillium* sp., *Aspergillus terreus*, *Rhizopus* sp. et *Bacterium* sp., inhibent ou lysent les espèces nématophages.

Les résultats obtenus dans nos tests biologiques sont à rattacher aux séquences microbiennes du milieu. La force des antibioses observées *in vitro* peut cependant être atténuée dans le compost par des processus divers : lessivages par les humectations régulières, adsorptions sur les colloïdes avec restitution lente, décompositions

chimiques ou biodégradations rapides dans ces milieux organiques en évolution continuelle. En contrepartie l'action fongistatique des antagonistes fongiques et bactériens envers les hyphomycètes prédateurs peut être renforcée par les ravageurs animaux : nématodes mycophages, acariens et collemboles.

La mise en évidence *in vitro* de phénomènes antagonistes ne peut cependant qu'éclairer certains aspects des processus de régulation de la microbiocénose. La présence, à l'état endémique, des hyphomycètes prédateurs dans les composts permet d'envisager un enrichissement expérimental du biotope avec ces organismes utiles afin de ramener la nématofaune mycophage en dessous de son seuil de nuisibilité.

## II. — ESSAI D'UTILISATION DES CHAMPIGNONS PRÉDATEURS EN MATIÈRE DE LUTTE BIOLOGIQUE

Les moyens de contrôle biologique de la nématofaune sont de deux ordres :

— l'action directe visant à enrichir le milieu biotique en organismes utiles, autochtones ou exochtones, par des colonisations massives.

— L'action indirecte, consistant à transformer le milieu, ou les méthodes de son exploitation, en vue de favoriser les facteurs limitant la nuisibilité des ravageurs.

Les essais que nous avons mis en place se rattachent au premier type d'action et ont pour but de réduire les populations de nématodes jusqu'à un niveau sans action sur la production.

### A. — *Historique*

De nombreux essais ont été tentés, tant en France qu'à l'étranger, en vue de réduire les anguilluloses à l'aide des hyphomycètes prédateurs.

Dans le cadre de la prophylaxie vétérinaire : DESCHIENS (1939 *a*), ROUBAUD et DESCAZEAUX (1939), DESCAZEAUX et CAPELLE (1939), DESCHIENS et LAMY (1943) ont tenté avec uncertain succès d'atténuer les anguilluloses de bovidés, équidés et autres animaux domestiques.

En phytiâtrie, les travaux de LINFORD et YAP (1936), DUDDINGTON *et al.* (1956), MANKAU (1960), SHIPINOVA (1960), SOPRUNOV (1960), TARJAN (1961), HANS et WILKINS (1961) et de COOKE (1963 *a*), furent les principales étapes franchies à l'étranger dans l'emploi, généralement décevant, de ces organismes contre les phytohelminthiases. Les principales difficultés rencontrées par les chercheurs sont d'ordre écologique : peu de choses sont connues sur la biologie, le comportement, la physiologie et les facteurs qui affectent la colonisation artificielle des substrats par ces *fungi imperfecti*.

Nos essais ont consisté en des inoculations massives de divers hyphomycètes, réalisées à deux dates différentes, dans un compost ayant subi un compostage long.

### B. — *Matériel et méthodes*

Trois espèces d'hyphomycètes, isolées de matières organiques en décomposition, sont conservées sur un milieu d'attente agar-malt-eau (1,5-0,5 p. 100) ; ce sont *Arthrobotrys oligospora*, *A. superba* et *A. robusta*.

A la méthode de culture à rendement élevé pour la récolte des spores d'hyphomycètes décrites par DESCHIENS (1942), nous avons préféré une méthode plus rapide. Le milieu nutritif employé, à base de farine de maïs (Maïzena, 40 g/l) et d'agar, (15 g/l), est solidifié dans des flacons de Roux

à raison de 200 ml/flacon. Les champignons sont repiqués sur ce milieu préalablement stérilisé et laissés dans une étuve à 25°C pendant un mois.

L'inoculation est faite à deux dates dans le biotope : 1 mois et 2 mois après le lardage. Le milieu gélosé portant la colonie fongique prédatrice est débité et le produit du lavage d'un flacon de Roux est enterré d'une manière homogène sous la terre de gobetage des caisses. La moitié des caisses a été infestée deux semaines avant l'inoculation des champignons prédateurs à raison de 120 000 *D. myceliophagus* par caisse.

### C. — *Dispositif expérimental*

Les dates des traitements sont données en semaines à partir de l'époque du lardage du compost ($t_0$) avec *A. bisporus* (tabl. 6 *a* et 6 *b*).

### D. — *Résultats*

1. *Choix du paramètre et réponse au niveau de la production.*

Les manuels des champignonnistes signalent l'existence d'une liaison entre les poids unitaires des carpophores (PU) et leur nombre ($n$) cueilli à chaque récolte. L'analyse statistique de nos résultats met bien en évidence une liaison linéaire mais de pente négligeable :

$$PU = 0.000\,3\,n + 17{,}9 \qquad (r = 0.746)$$

De plus, les divers traitements n'ont pas eu d'écho significatif sur le poids unitaire des carpophores [(E(PU) = 19,8 g ; $\sigma$(PU) = 1 g]. Ainsi, la quasi indépendance des paramètres nous permet de ne retenir que la réprésentation pondérale des résultats. Ceux-ci sont représentés sur la figure 6 en production totale moyenne par caisse. Une série de réponses nettes apparaît après les inoculations de champignons prédateurs dans le milieu.

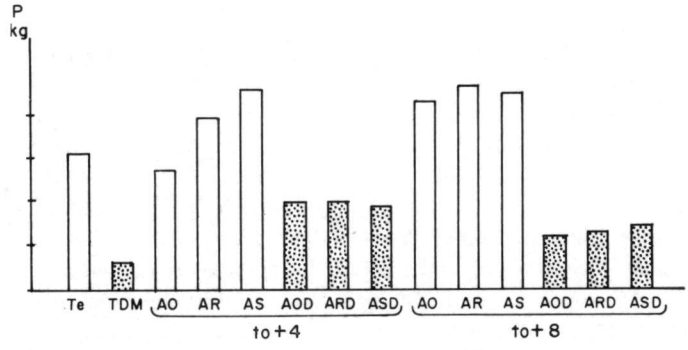



FIG. 6. — *Réponses au niveau de la production pondérale moyenne par caisse*
Légende aux tableaux 6 *a* et 6 *b*

Les courbes de productions cumulées (figures 7 *a* et *b* et 8 *a* et *b*) montrent les écarts qui se développent dans le temps selon les traitements.

2. *Réponse au niveau de la nématofaune.*

Il n'y a pas de disparition totale de la nématofaune mais une réduction des niveaux de densité en relation directe avec l'accroissement des rendements (tabl. 7 *a* et *b*).

TABLEAU 6 *a*

*Protocole du traitement en début de culture* ($t_0$ + 4)

| Bloc | Témoin | Témoin infesté | Traités non infestés | | | Traités infestés | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Désignation | T | TDM | AO | AR | AS | AOD | ARD | ASD |
| Traitements | — | *Ditylenchus myceliophagus* | *Arthrobotrys oligospora* | *Arthrobotrys robusta* | *Arthrobotrys superba* | *Arthrobotrys oligospora* + *D. myceliophagus* | *Arthrobotrys robusta* + *D. myceliophagus* | *Arthrobotrys superba* + *D. myceliophagus* |
| Dates d'infestations | — | $t_0$ + 2 | — | — | — | $t_0$ + 2 | | |
| Dates d'inoculations | — | — | $t_0$ + 4 | | | $t_0$ + 4 | | |
| Nombre de répétitions (caisses) | 10 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 |

TABLEAU 6 *b*

*Protocole du traitement en milieu de culture* ($t_0$ + 8)

| Bloc | Traités non infestés | | | Traités infestés | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Désignation | AO | AR | AS | AOD | ARD | ASD |
| Traitements | *Arthrobotrys oligospora* | *Arthrobotrys robusta* | *Arthrobotrys superba* | *Arthrobotrys oligospora* + *D. myceliophagus* | *Arthrobotrys robusta* + *D. myceliophagus* | *Arthrobotrys superba* + *D. myceliophagus* |
| Dates d'infestations | — | — | — | $t_0$ + 2 | | |
| Dates d'inoculations | $t_0$ + 8 | | | $t_0$ + 8 | | |
| Nombre de répétitions (caisses) | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 |

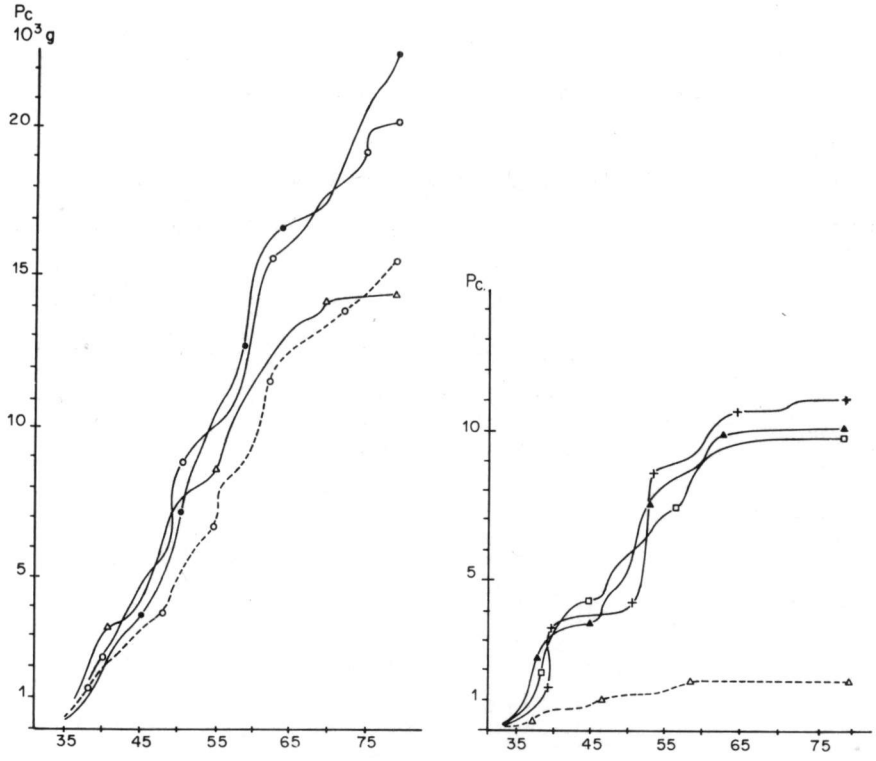



FIG. 7 A et B.

A. Effet de l'inoculation de prédateurs en milieu non infesté ;
B. — — dº — — en milieu infesté.

Résultats pour la première date d'inoculation ($t_o$ + 4)
Légende des points à la figure 8.

TABLEAU 7 *a*

*Population 6 semaines après l'infestation de* $t_o$ + 4 (en $10^3$ nématodes) *et signe de la relation avec l'augmentation de production* $\Delta P$

M : mycophages ; S : saprophages

| | Te | AO | AR | AS | TDM | AOD | ARD | ASD |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| M | 217 | 480,0 | 1,4 | 0,5 | 80,4 | 32,0 | 8,0 | 16,0 |
| S | 17 | 150,0 | 29,5 | 7,2 | 33,6 | 129,6 | 77,6 | 240,0 |
| $\Delta$ P | | — | + | + | | + | + | + |

TABLEAU 7 *b*

*Population 6 semaines après l'infestation de* $t_o + 8$ (en $10^3$ nématodes) *et signe de la relation avec l'augmentation de production* $\Delta P$

| | Te | AO | AR | AS | TDM | AOD | ARD | ASD |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| M | 168 | 0,3 | 0,1 | 17,2 | 57,4 | 26,0 | 825,6 | 480,0 |
| S | 37,3 | 2,1 | 2,4 | 10,7 | 7 | 26,4 | 288,0 | 412,8 |
| $\Delta$ P | | + | + | + | | ± | ± | ± |

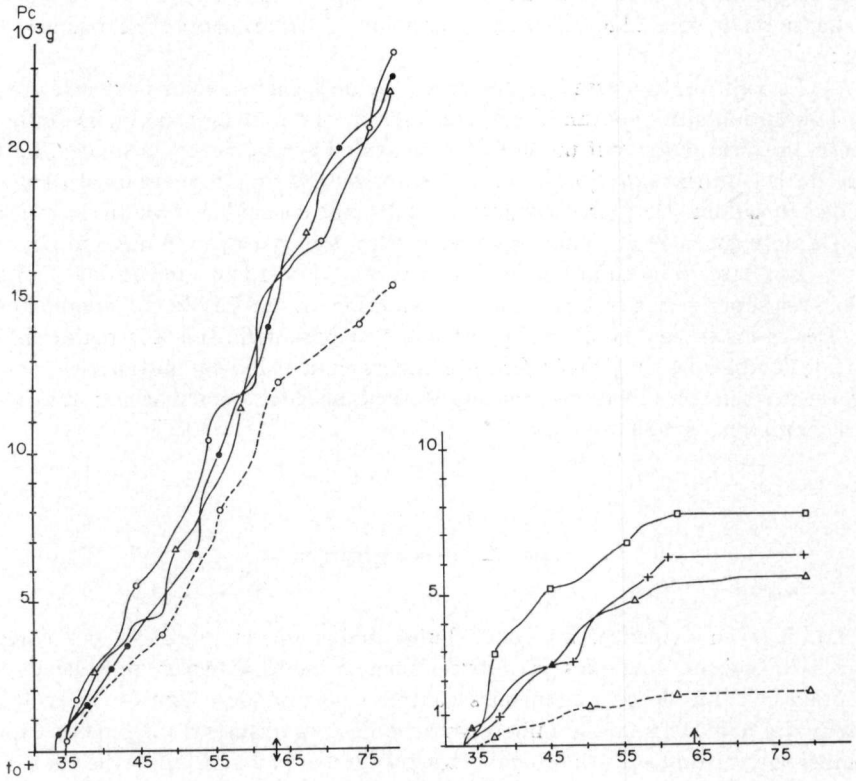



FIG. 8 A et B.

Même légende que 7 A et B. Résultats pour la seconde date d'inoculation ($t_o + 8$)

○--------○ Te
△--------△ $T_{DM}$
△————△ AO
○————○ AR
●————● AS
▲————▲ AOD
+————+ ARD
□————□ ASD

Le traitement à $t_0 + 4$ avec *A. oligospora* n'a pas donné de résultats valables en terrain non infesté. En milieu infesté les résultats sont nets au niveau de la densité des mycophages (*D. myceliophagus*) mais pas des saprophages. A $t_0 + 8$, le traitement réussit en milieu non infesté mais pas en milieu infesté. L'infestation, qui a eu lieu 6 semaines auparavant n'est plus jugulable biologiquement.

### E. — *Discussion*

L'introduction de 200 ml d'agar à 4 p. 100 de farine de maïs dans 15 kg de compost lardé n'est pas en soi une supplémentation suffisante pour expliquer les accroissements de rendements observés.

La modification temporaire de l'équilibre biocénotique du système par l'accroissement artificiel de la densité d'une espèce a permis un meilleur démarrage de la production. Le retour à l'équilibre initial est cependant relativement rapide car le temps de génération des nématodes concernés est particulièrement court (2 à 7 jours).

La méthodologie à laquelle nous nous sommes arrêtés supporte certaines remarques :

— La culture de masse : le milieu à base de farine de maïs peut être amélioré pour l'obtention d'une sporulation importante et les repiquages successifs des hyphomycètes entraînent souvent un affaiblissement de l'agressivité de la souche. La technique de DESCHIENS (1942) doit permettre une récolte supérieure et un stockage plus aisé de l'inoculum. De plus, GORLENKO (1956) met en évidence une liaison positive entre la dose inoculée et l'effet observé. L'effet dose n'a pas été analysé ici.

— Les dates d'inoculations choisies : GORLENKO (1956) montre que l'addition répétée est supérieure en efficacité à l'introduction en une fois du champignon prédateur. Des essais en cours doivent apporter une réponse définitive à la réalité de l'efficacité de l'emploi des *fungi imperfecti* prédateurs en lutte biologique dans les composts d'agaric et éclairer les relations biologiques existant entre les nématodes mycophages et les champignons nématophages.

## III. — CONCLUSION

La mise en évidence, au cours d'une analyse de la biocénose des composts cultivés, d'espèces fongiques prédatrices nous a incité à tenter un essai de lutte biologique à l'aide de ces organismes contre les nématodes. Une étude écologique préliminaire a montré que le milieu contient des organismes antagonistes capables d'inhiber la croissance des hyphomycètes prédateurs. La sensibilité de ces derniers vis-à-vis des substances fongistatiques n'en autorisa pas moins leur emploi dans des inoculations massives qui, en réduisant la nématofaune nuisible, ont permis des accroissements de rendements non négligeables. De nombreux points restent encore sans réponse et les étapes de ces recherches pourraient être :

— la sélection, parmi les espèces locales, de formes vigoureuses
— l'étude de leur biologie
— l'analyse du milieu en vue de favoriser leur implantation, leur maintien et

leur développement dans le cadre d'une lutte intégrée tenant compte des facteurs agronomiques et des interventions prophylactiques de nature physique ou chimique.

La limitation de l'emploi de ces méthodes à des contextes écologiques et économiques exceptionnels montre la nécessité de les associer aux autres moyens de lutte, chimiques ou culturaux, dans des programmes de lutte intégrée. L'objectif à atteindre est double : la disparition et la nuisibilité du ravageur et l'atténuation des toxicités immédiates et rémanentes des pesticides.

Un développement de ces recherches est en cours actuellement.

*Reçu pour publication en mai 1973.*

## SUMMARY

INVESTIGATIONS ON THE ENEMIES OF THE CULTIVATED MUSHROOM.
II. — FIRST RESULTS ON THE UTILIZATION OF PREDATORY FUNGI IN THE BIOLOGICAL CONTROL OF THE NEMATODES OF THE CULTIVATED COMPOSTS

Predatory fungi are shown to be sensitive to fungistatic substances present in cultivated mushroom composts. However, the strong endemicity of these organisms in the later biotopes did allow a trial of biological control against the nematodes by the mean of massy introductions into the substrate at two dates. The origin of the yields increase is to be searched in the corresponding variations of the nematodes populations.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

COOKE R. C., 1963 *a*. The predacious activity of nematode - trapping fungi added to soil. *Ann, appl. Biol.*, **51**, 295-299.

COOKE R. C., 1963 *b*. Succession of nematophagous fungi during the decomposition of organic matter in the soil. *Nature*, **197**, 205.

DESCAZEAUX J., 1939. Stérilisation biologique de crottins parasités par des larves de nématodes. *Bull. Acad. vét. Fr.*, **12**, 136-139.

DESCAZEAUX J., CAPELLE (...), 1939. Contribution à l'étude des champignons prédateurs de larves de nématodes parasites des animaux domestiques. *Bull. Acad. Vét. Fr.*, **12**, 284-288.

DESCHIENS R., 1939. Capture et destruction de larves de Strongylidés du singe et du bœuf par des hyphomycètes. *Bull. Soc. Path. Exot.*, **32**, 394-398.

DESCHIENS R., 1942. Milieux de culture à rendement élevé pour la récolte des spores d'hyphomycètes prédateurs de nématodes. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 237.

DESCHIENS R., LAMY L., 1943. Conditions pratiques de culture, de sporulation et de récolte des spores d'hyphomycètes prédateurs de nématodes. *C. R. Séanc. Soc. Biol.*, **137**, 11-12, 381-383.

DUDDINGTON C. L., JONES F. G. W., WILLIAMS T. T., 1956. An experiment on the effect of a predacious fungus upon the soil population of potato root elworm *Heterodera rostochiensis* WOLL. *Nematologica*, **1**, 341-342.

HAMS A. F., WILKINS G. D., 1961. Observations on the use of predaceous fungi for the control of *Heterodera* spp. *Ann. appl. Biol.*, **49**, 515-523.

HAYES W. A., BLACKBURN F., 1966. Studies on the nutrition of *Arthrobotrys oligospora*. FRES. et *A. robusta* DUDD. II. The predaceous phase. *Ann. appl. Biol.*, **58**, 51-60.

GORLENKO M. V., 1956. Predatory fungi and their utilisation in nematode control. *Nematologica*, **1**, 147-150.

LINFORD M. B., YAP F., OLIVEIRA J. M., 1938. Reduction of soil populations of the root-knot nematode during decomposition of organic matter. *Soil. Sci.*, **45**, 127-141.

MANKAU R., 1961. Antagonisms to nematode trapping fungi in soil. *Phytopathology*, **51**, 66.

MANKAU R., 1962. Soil fungistasis and nematophagous fungi. *Phytopathology*, **52**, 611-615.

MANKAU R., 1967. The effect of nematocides on some natural enemies of the citrus nematode. *Nematologica*, **13**, 145.

NORDBRING-HERTZ N., 1968. The influence of medium composition and additions of animal origin on the formation of capture organs in *Arthrobotrys oligospora*. *Physiol. Pl.* **21**, 52-65.

PRAMER D., STOLL N. R., 1959. Nemin : a morphogenic substance causing trap formation by predaceous fungi. *Science*, **129**, 966-967.

ROUBAUD E., DESCAZEAUX G., 1939. Action de certains champignons prédateurs sur les larves des Strongylidés du cheval. *Bull. Soc. Path. Exot.*, **32**, 290-294.

SATCHUTHANTHAVALLE V., COOKE R. C., 1967. Carbohydrate nutrition of some nematode trapping fungi. *Nature*, **214**, 5085, 321-322.

SHIPINOVA S. L., 1960. Experimental application of predaceous fungi for the control of the root-knot. *Mat. Vseloy. Soveh. I Zuch. Nematod. Samarkand.*, **131**, 1422.

SOPRUNOV F. F., 1960. Contribution à l'utilisation pratique de champignons prédateurs de nématodes dans la lutte contre ces vers. *Trudy gel'mint. Lab.*, **10**, 192-194.

TARJAN A. C., 1961. Attemps at controlling citrus burrowing nematodes using nematode-trapping fungi. *Proc. Soil. Crop. Sci. Soc. Fla.*, **21**, 17-36.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3), 481-482.

INFORMATION

# L'ORGANISATION INTERNATIONALE DE LUTTE BIOLOGIQUE CONTRE LES ANIMAUX ET LES PLANTES NUISIBLES (SECTION RÉGIONALE OUEST PALÉARCTIQUE) ORGANISE DU 3 AU 7 SEPTEMBRE 1974 LE 5e SYMPOSIUM DE LUTTE INTÉGRÉE EN VERGERS A BOLZANO (ITALIE)

Comme aperçu de l'état actuel de la lutte intégrée les thèmes suivants seront traités :

— Application de la lutte intégrée dans différents pays.
— Méthodes de lutte intégrée en vergers de pommiers (excursion d'une journée).
— La technique de lutte intégrée contre les principaux ravageurs.
— Possibilités de lutte intégrée contre les maladies.
— Pesticides nouveaux.
— Lutte génétique et phéromones en lutte intégrée.
— Aspects économiques de la lutte intégrée (pour les producteurs, les marchés et les consommateurs).
— Protection des plantes et environnement.
— La lutte intégrée et l'avenir de l'agriculture.

Traduction simultanée de tous les rapports et discussions en français, anglais, allemand et italien.

Inscription provisoire au Secrétariat général de l'OILB/SROP au plus tard le 31 décembre 1973 :

Secrétariat général OILB/SROP,
Instituut voor Plantenziektenkundig,
Onderzoek, Binnenhaven 12,
Wageningen (Hollande)

## THE INTERNATIONAL ORGANIZATION FOR BIOLOGICAL CONTROL OF NOXIOUS ANIMALS AND PLANTS (WEST PALAEARCTIC REGIONAL SECTION) WILL ORGANIZE FROM 3 TO 7 SEPTEMBER 1974 THE

## 5. SYMPOSIUM FOR INTEGRATED CONTROL IN ORCHARDS IN BOLZANO (ITALY)

As a review of the current situation in integrated control the following topics will be discussed :

— Application of integrated control in different countries.
— Methods of integrated control in orchards (a one-day excursion).
— The technique of integrated control of the dominant pest species.
— Possibilities of integrated control of diseases.
— New pesticides.
— Genetic control and pheromones in integrated control.
— Economic aspects of integrated control in relation to producers, markets and consumers.
— Crop protection and the environment.
— Integrated control and the future of agriculture.

Simultaneous translation of all contributions and discussion in English, French, German and Italian.

Further information about this Symposium will be sent to you after receipt by the General Secretariat of IOBC/WPRS of your provisional application form at the latest by December 31, 1973.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3), 483-484.

# CHRONIQUE DES LIVRES

KIRALY (Z.), SZALAY-MARZSO (L.), éd. — BIOCHEMICAL AND ECOLOGICAL ASPECTS OF PLANT-PARASITE RELATIONS. — Akademiai Kiado, Budapest, 1971, 425 p.

Cet ouvrage réunit une série de communications présentées lors du symposium organisé pour le 90e anniversaire de l'Institut de Recherches Hongrois pour la protection des plantes. Regroupés en quatre chapitres, ces travaux précisent les relations entre le parasite et l'hôte ainsi que les méthodes de lutte et leurs effets.

I. — Réactions de défense de la plante aux infections : les modifications de l'activité enzymatique, de la synthèse des protéines, les réactions d'hypersensibilité de la plante sont ici étudiées en relation avec plusieurs affections virales, bactériennes et fongiques (virus de la mosaïque du tabac, *Xanthomonas phaseoli* var. *fuscans*, *Erysiphe graminis*, etc.).

II. — Écologie des maladies dues aux insectes : l'utilisation intensive des pesticides entraîne d'une part la destruction des équilibres naturels, d'autre part la création de souches résistantes. Dans l'optique d'une lutte biologique, cette deuxième partie est consacrée à l'étude de la protection des ennemis naturels des insectes nuisibles et des facteurs d'équilibre des populations.

III. — Une nouvelle approche du contrôle des insectes nuisibles : le contrôle et le blocage de la reproduction et du développement chez les insectes constituent le thème de ce troisième chapitre où l'utilisation des analogues chimiques de l'hormone juvénile et des chemostérilisants est plus particulièrement analysée.

IV. — Les fongicides systématiques et leur mécanisme d'action. Les expériences citées précisent le mécanisme d'action du fongicide sur la plante et les modifications biochimiques (respiration, photosynthèse) qui en résultent. La résistance du parasite à l'action de ces produits est également étudiée.

STEPHENSON (T. A.), STEPHENSON (Anne). — LIFE BETWEEN TIDEMARKS ON ROCKY SHORES. — San Franscisco, W. H. Freemand and Co., 1972, 425 p., 205 fig.

Cet ouvrage est une œuvre en grande partie posthume, car il est constitué essentiellement des derniers documents collectés et préparés par T. A. STEPHENSON et mis en ordre par sa femme et fidèle collaboratrice.

L'ouvrage porte sur une description qualitative de différentes côtes rocheuses du monde : Afrique septentrionale, Amérique du Nord, Chili, Australasie et Iles britanniques. Les auteurs y analysent la végétation et la faune fixe ou peu mobile de la zone intercotidale en se référant à un système de classification simple.

L'analyse écologique se place essentiellement sur un plan purement biogéographique d'interprétation très générale des causes de répartition des êtres vivants ; le fait d'aborder simultanément les listes floristiques et faunistiques favorise certaines interprétations.

Regrettons l'absence de toute donnée numérique ; tant sur le plan de la description, qui pourrait néanmoins se prêter à des études fines et élaborées comparables à celles développées dans le milieu terrestre par les écoles phytosociologiques d'Europe continentale, que sur celui des informations biogéocénotiques quantitatives propres à fournir à d'autres disciplines (ornithologie notamment) des informations générales. Cette monographie se présente donc sous le jour d'une vaste fresque descriptive couvrant d'immenses étendues et donnant une image interprétative très générale de la présence-absence des espèces. Elle constitue une mise en ordre d'une abondante documentation biologique qui se rattache à bien des égards aux grands travaux des naturalistes de la fin du XIXe siècle.

Notons le soin de l'édition qui met en valeur l'abondante illustration, parfois en couleur, constituée en grande partie de schématisations topographiques de la situation des êtres vivants. Cette illustration complète et éclaire considérablement le texte.

Les index d'auteurs, de binômes taxonomiques et de mots-clés favorisent la consultation de l'ouvrage.

M. B. Bouché.

Klopfer (P. H.). — Habitats et territoires des animaux. Étude de l'utilisation de l'espace par les animaux (traduit de l'américain par C. Ropartz). — Paris, Gauthier-Villars, 1972, 151 p.

L'écologie, science du milieu, ne saurait se suffire à elle-même. Elle se réfère constamment à l'éthologie, science du comportement.

Cet ouvrage de Peter H. Klopfer, professeur de Zoologie à la Duke University (U. S. A.) souligne quelques-unes des principales interactions qui apparaissent entre ces deux sciences qui étudient la distribution des espèces vivantes et leur préférence pour tel ou tel habitat.

L'originalité du livre tient à ce que l'auteur a voulu présenter les notions les plus fondamentales de la distribution des animaux dans l'espace et en particulier répondre aux questions suivantes :

— Pour quelles raisons une espèces occupe-t-elle un type bien défini d'habitat ?
— Quels sont les facteurs sociaux, biologiques et physiques qui déterminent son choix ?
— De quelle nature sont les liens qui existent entre cette espèce et son environnement ?
— Qu'est-ce que le comportement territorial et quelles sont les répercussions sur le choix de l'habitat ?

Le sommaire en est le suivant:

Instincts et chromosomes. Qu'est-ce qu'un acte inné ?
1. Hétérogénéité de l'habitat.
2. Les espèces et leur nombre.
3. Sélection des habitats.
4. Comportement territorial.
5. Adaptation.
Bibliographie.
Index.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3).

CONTENTS

G. GAUBEL. — Study of the *Ditylenchus dipsaci* (KUHN) FILIPJEV populations. Distribution and fluctuations in the soils of the western France in vegetable and fodder cultures.. 309

Marie-Claire PIGNAL. — Yeasts isolated from *Ruguloscolytus rugulosus* MULLER in the Lyon area ..... 325

L. GRUNER. — Increase of susceptibility of *Phyllophaga pleei* BL. and *P. patrueloides* PA. (*Coleoptera* : *Scarabaeidae*) larvae to the *Metarrhizium anisopliae* SOROKIN mycosis by means of low doses of insecticide or another infectious agent..... 335

S. LE BRAS. — Comparative toxicity of thiourea and hempa towards the various development stages of *Musca domestica* sterilizing effect of hempa on the adult insect..... 351

J.-P. MOREAU, F. LECLANT. — Contribution to the study of two « Lavandin » insects *Hyalesthes obsoletus* SIGN. and *Cechenotettix martini* LETH. (Hom. Auchenorrh)..... 361

M. STERNLICHT, S. GOLDENBERG, M. COHEN. — Development of the plum gall and trials to control its mite, *Acalitus phloeocoptes* (*Eriophyidae, Acarina*)..... 365

S. GRENIER. — Effect of copulation on the eggs descent into the uterus of the parasite *Phryxe caudata* RONDANI (*Diptera, Tachinidae*) ..... 379

L. GRUNER. — Studies on the ethology, during its adult life, of *Phyllophaga pleei* BL..... 385

A. KERMARREC. — Investigations on the enemies of the cultivated mushroom. I. — Study of the zoocenoses of cultivated composts (*Agaricus bisporus* LANGE)..... 425

A. KERMARREC. — Investigations on the enemies of the cultivated mushroom. II. — First results on the utilization of predatory fungi in the biological control of the nematodes of the cultivated composts..... 465

*Information* ..... 481

*Book reviews* ..... 483

# RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

*Au début de chaque mémoire*, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

*Les mémoires* seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé :* (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusions ;* f) *titre et résumé* anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *emerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons... ; h) *références bibliographiques.*

*Les travaux originaux en anglais* doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français *très complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

*Pour les autres documents* (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

*Les références bibliographiques* doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (Dupont et Duval, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

*Pour les articles :* le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) ; le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

*Pour les ouvrages :* le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d' « Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

*Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part.* Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

*Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils* seront envoyés soit *à l'état défintif* soit *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 19 × 12,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

*Photographies :* Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12, 4 photos 9 × 5,5, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité pour les tableaux et figures.

*Envoi du manuscrit :* M. Biliotti, Centre national de Recherches agronomique, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

*Correction des épreuves :* les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

*Le Directeur-Gérant :* M. L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 1-1974.

*Dépôt légal : 4e trimestre 1973. N° d'impression : 1623.*

# INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

## PÉRIODIQUES

| TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1973 | France | Étranger | Le N° |
|---|---|---|---|
| ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an | 160 F | 175 F | 30 F |
| ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 nos par an | 120 F | 135 F | 42 F |
| ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an | 140 F | 155 F | 50 F |
| ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an | 140 F | 155 F | 50 F |
| ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an | 140 F | 155 F | 50 F |
| ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an | 120 F | 135 F | 42 F |
| ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 4 nos par an | 160 F | 175 F | 55 F |
| ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an | 120 F | 135 F | 40 F |
| ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an | 140 F | 155 F | 50 F |
| ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 nos par an | 140 F | 155 F | 50 F |
| ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 nos par an | 70 F | 80 F | 50 F |
| ANNALES D'ÉCONOMIE ET DE SOCIOLOGIE RURALES, 2 nos par an | 60 F | 66 F | 30 F |

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 35 F
Étranger sauf R. F. A. : 40 F
— Le numéro : France : 11 F
Étranger sauf R. F. A. : 12 F

## DERNIERS OUVRAGES PARUS

**Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française**
144 p., 1973 ..... 58,85 F

**Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly 14-16 déc. 1972.**
258 p., 1973 ..... 120,00 F

**Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I. N. R. A.-C. N. R. S.**
549 p., 1973 ..... 160,50 F

**Recherches acridiennes à Madagascar.**
262 p., 1972 ..... 80,00 F

**IVe Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970.**
211 p., 1972 ..... 60,00 F

**Lombriciens de France, Écologie et Systématique** par **M.-B. Bouché.**
671 p., 1972 ..... 150,00 F

**IIIe Conférence du Groupe consultatif des Statisticiens forestiers Jouy en Josas, 7-11 septembre 1970.**
332 p., 1972 ..... 139,75 F

**Symposium international sur le soufre en Agriculture. Versailles, 3-4 décembre 1970.**
412 p., 1972 ..... 50,00 F

**Organismes du Sol et production primaire — IVe Colloquium pedobiologiae, Dijon 14-19 septembre 1970.**
588 p., 1972 ..... 65,00 F

**La lutte biologique en forêt, Pont-à-Mousson, 12-14 novembre 1969.**
212 p., 1971 ..... 45,00 F

**VIIIe Symposium européen sur les maladies à virus des arbres fruitiers. Bordeaux, 24-30 juin 1970.**
560 p., 1971 ..... 65,00 F

**Essai de programmation de la Recherche (Département agronomie)** par **D. Macquart, R. Gras, J. Mamy, L. Turc, J.-P. Deffontaines.**
70 p., 1971 ..... 30,00 F

**Quatrième Congrès mondial I. A. A. L. D., Paris 20-25 avril 1970.**
342 p., 1971 ..... 53,75 F

**Les maladies des plantes. Modes de développement et méthodes de lutte. Traduit de l'Anglais** par **J. Louvet.**
236 p., 1971 ..... 43,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean-Nicot.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1973, **5** (3).

## TABLE DES MATIÈRES

G. CAUBEL. — Étude des populations de *Ditylenchus dipsaci* (KÜHN) FILIPJEV. Distribution et fluctuations dans les sols de l'Ouest de la France en cultures légumières et fourragères ..... 309

Marie-Claire PIGNAL. — Quelques levures isolées de *Ruguloscolytus rugulosus*, MULLER dans la région lyonnaise ..... 325

L. GRUNER. — Sensibilisation des larves de *Phyllophaga pleei* BL. et de *P. patrueloides* PA. (*Coleoptera : scarabaeidae*) à la mycose à *Metarrhizium anisopliae* SOROKIN au moyen d'une faible dose d'insecticide ou d'un autre agent infectieux ..... 335

S. LE BRAS. — Toxicité comparée de la thiourée et de l'hempa sur *Musca domestica* L. aux divers stades de développement. Action stérilisante de l'hempa sur l'insecte adulte .... 351

J.-P. MOREAU, F. LECLANT. — Contribution à l'étude de deux insectes du Lavandin, *Hyalesthes obsoletus* SIGN. et *Cechenotettix martini* LETH. (Hom. Auchenorrh.) ..... 361

M. STERNLICHT, S. GOLDENBERG, M. COHEN. — Development of the plum gall and trials to control its mite, *Acalitus phloeocoptes* (*Eriophyidae, Acarina*). (Développement de la galle du Prunier et essais de lutte contre l'Acarien Eriophyidae, *Acalitus phloeocoptes* qui la provoque) ..... 365

S. GRENIER. — Influence de l'accouplement sur la descente des œufs dans l'utérus du parasite *Phryxe caudata* RONDANI (*Diptera Tachinidae*) ..... 379

L. GRUNER. — Recherches sur le comportement, au cours de sa vie imaginale de *Phyllophaga pleei* BL. (*Coleoptera : Scarabaeidae*). ..... 385

A. KERMARREC. — Recherches sur les ennemis du champignon de couche I. — Contribution à l'étude de la zoocénose des composts de champignonnière à *Agaricus bisporus* LANGE. 425

A. KERMARREC. — Recherches sur les ennemis du champignon de couche. II. — Résultats préliminaires dans l'emploi des hyphomycètes prédateurs en matière de lutte biologique contre les nématodes des composts cultivés ..... 465

*Information* ..... 481

*Chronique des livres* ..... 483

***Contents, see at the end of the issue***

*Les Annales de Zoologie-Écologie animale figurent dans Current Contents*

I. N. 3. 036. 027. 5